

FOR THE PEOPLE
FOR EDVCATION
FOR SCIENCE

LIBRARY
OF
THE AMERICAN MUSEUM
OF
NATURAL HISTORY

LIBRARY
OF THE
AMERICAN MUSEUM
OF NATURAL HISTORY

59.06(43) 2
CK

MORPHOLOGISCHES JAHRBUCH.

EINE ZEITSCHRIFT

FÜR

ANATOMIE UND ENTWICKELUNGSGESCHICHTE.

HERAUSGEGEBEN

VON

CARL GEGENBAUR,

PROFESSOR IN HEIDELBERG.

NEUNZEHNTER BAND.

MIT 26 TAFELN UND 88 FIGUREN IM TEXT.

LEIPZIG

VERLAG VON WILHELM ENGELMANN

1893.

Inhalt des neunzehnten Bandes.

Erstes Heft.

Ausgegeben am 18. October 1892.

	Seite
Beitrag zur vergleichenden Anatomie der Oberarmarterien. Von L. Bayer. (Mit Taf. I.)	1
Zur Entwicklung des Handskelettes des Krokodils. Von W. Kükenthal. (Mit Taf. II.)	42
Mittheilungen über den Carpus des Weißwals. (Die Bildung des Hamatums und das Vorkommen von zwei und drei Centralien.) Von W. Kükenthal. (Mit Taf. III.)	56
Theorie des Mesoderms. (Fortsetzung.) Von C. Rabl. (Mit Taf. IV—VII und Figur 10—13 im Text.)	65 ✓
Besprechung: Biologische Untersuchungen. Von G. Retzius. Neue Folge. II.	145

Zweites Heft.

Ausgegeben am 22. November 1892.

Die Grenzlinien der Pleurasäcke und die Lagerung des Herzens bei Primaten, insbesondere bei den Anthropoiden. Zeugnisse für die metamere Ver- kürzung des Rumpfes. Von G. Ruge. (Mit 40 Figuren im Text.)	149
Untersuchungen über das Schorgan der Salpen. Von E. Göppert. (Mit Taf. VIII—X und 1 Figur im Text.)	250
Beiträge zur Morphologie der Hirnvenen der Amphibien. Von H. Rex. (Mit Taf. XI.)	295

Drittes Heft.

Ausgegeben am 30. December 1892.

Über Variationen der Spinalnerven und der Wirbelsäule anurer Amphibien. Von H. Adolphi. I. (Mit Taf. XII und 4 Figuren im Text.)	313
✓ Zeugnisse für die metamere Verkürzung des Rumpfes bei Säugethieren. Der Musculus rectus thoraco-abdominalis der Primaten. Eine vergleichend-ana- tomische Untersuchung. Von G. Ruge. (Mit Taf. XIII u. XIV sowie 11 Figuren im Text.)	376

Beiträge zur Entwicklungsgeschichte des Venensystems der Amnioten. II. Reptilien (<i>Lacerta</i> , <i>Tropidonotus</i>). Von F. Hochstetter. (Mit Taf. XV—XVII)	428
Studien über die Entwicklung des Zahnsystems bei den Säugethieren. Von W. Leche. (Mit 20 Figuren im Text.)	502
Über die Betheiligung von Drüsenbildungen am Aufbau der Peyer'schen Plaques. Von H. Klaatsch. (Mit 1 Figur im Text.)	548

Viertes Heft.

Ausgegeben am 28. Februar 1893.

Die Morphologie der Prosobranchier, gesammelt auf einer Erdumsehlung durch die königl. italienische Korvette „Vettor Pisani“. IV. Die longicommissuraten Neotaenioglossen. Von B. Haller. (Mit Taf. XVIII—XXI)	553
✓ Zur Entwicklungsgeschichte des Herzens und der Blutgefäße bei den Selachiern. Ein Beitrag zur Kenntnis des unteren Keimblattes. Von C. K. Hoffmann. (Mit Taf. XXII—XXV und 6 Figuren im Text.)	592
✓ Beiträge zur vergleichenden Anatomie der Wirbelsäule. I. Über den Urzustand der Fischwirbelsäule. Von H. Klaatsch. Mit Taf. XXVI und 1 Figur im Text.)	649

Beitrag zur vergleichenden Anatomie der Oberarmarterien.

Von

Dr. Ludwig Bayer,

Arzt aus Oppenheim.

Mit Tafel I.

Die vorliegende Untersuchung soll dazu dienen, das wissenschaftliche Verständnis der menschlichen Varietäten des Oberarmes zu fördern, ein Versuch, der bereits von RUGE¹, allerdings in anderer Richtung, unternommen wurde. So lange man die Gefäßvarietäten als bloße Zufallsbildungen ansah, oder als solche, die aus der mächtigeren Entfaltung einzelner Bahnen eines Anfangs gleichmäßigen Gefäßnetzes Kraft beliebig auftretender Ursachen allmählich entstanden, mochte es zwecklos sein, nach einem genetischen Zusammenhang der Varietäten zu forschen. Das Studium der Varietäten beschränkte sich auf die Beschreibung der Einzelbeobachtungen und ihre statistische Zusammenstellung. Es diente lediglich praktischen Interessen, indem die Kenntnis der Varietäten dem Chirurgen bei operativen Eingriffen zur Orientirung von dem größten Werthe ist und er mit ihnen immer rechnen muss.

Die Unhaltbarkeit der Annahme eines Netzwerkes, als Grundform des arteriellen Systems, die man zur Erklärung für die Entstehung der Varietäten machte, wies RUGE nach, indem er durch Untersuchungen der Oberextremitäten sehr kleiner menschlicher Embryonen, die überaus frühzeitige Anlage der größeren Gefäßstämme

¹ G. RUGE, Beiträge zur Gefäßlehre des Menschen. Morphol. Jahrbuch. Bd. IX.

feststellte. Durch die Vergleichung der menschlichen Varietäten mit einander und das Aufstellen von Reihen verschieden entwickelter Zustände wies er die allmähliche Hervorbildung bestimmter Typen der Variation nach. Da er indessen seine Objekte ausschließlich der menschlichen Anatomie entnahm, so konnte er zwar die Reihe als solche feststellen, jedoch blieb es häufig unentschieden, wo der Anfang und wo das Ende der Reihe liegt. Man ist bei einer solchen Betrachtungsweise leicht geneigt, die normalen menschlichen Einrichtungen als Ausgangspunkt zu wählen und die Varietäten als von ihnen entstanden anzusehen, ohne zu bedenken, dass die menschlichen Einrichtungen erst durch die Vergleichung mit niederen Zuständen ihre Erklärung erhalten.

Das häufige Vorkommen von Arterienvarietäten zugleich mit anderen Varietäten, z. B. einem Processus supracondyloideus, die zweifellos als atavistische Erscheinungen anzusehen sind, lässt die Annahme gerechtfertigt erscheinen, dass es sich auch bei ihnen um atavistische Einrichtungen handle, die als solche die Vorläufer der normalen menschlichen Bildungen sind.

Es entstand nun die Frage, in wie weit die einzelnen Glieder der menschlichen Entwicklungsreihe sich als normale Anordnungen bei anderen Säugethieren wiederfinden ließen und wie das jetzt waltende sich aus einem primitiven Verhalten entwickelt habe.

Um diesen Fragen näher zu treten, wurden die Primaten untersucht. Da sie unter allen Säugethieren dem Menschen in jeder Beziehung am nächsten stehen, so war zu erwarten, dass das Studium der Arterienverhältnisse bei ihnen für das Verständnis der menschlichen Varietäten fruchtbringend sein werde, zumal da bei ihnen, mit der Annahme der aufrechten Haltung, die vordere Extremität wenigstens nicht mehr ausschließlich der Lokomotion dient und die fixirte Pronationsstellung unter Ausbildung einer freieren »bis zur vollkommenen Supination ausführbaren Beweglichkeit« aufgegeben wird.

Bei der großen Variabilität im Gefäßsystem überhaupt, hat die Untersuchung eines einzelnen Exemplars nur einen bedingten Werth, in so fern man immer mit der Möglichkeit rechnen muss, dass es sich in diesem Falle ebenfalls um eine Varietät handeln könnte. Hiergegen bietet auch ein gleicher Befund auf beiden Seiten nur eine verhältnismäßig geringe Sicherheit, da gerade Arterienvarietäten häufig beiderseitig auftreten. Pathologische Bildungen allerdings sind durch ein beiderseitiges Auftreten so gut wie ausgeschlossen, da es doch seltsam erscheinen müsste, dass gleiche Zustände an den beiden

Seiten eines Individuums entstünden. Darüber also, was bei den einzelnen Arten die Norm ist, kann nur die Untersuchung einer größeren Anzahl von Exemplaren Aufschluss geben. Es war daher mein Bestreben, immer mehrere Exemplare einer Art zu untersuchen.

Es wurden die Affen der neuen Welt ausgewählt, da die bei den einzelnen Arten derselben als Norm sich vorfindenden Arterienverhältnisse für die Beurtheilung der meisten menschlichen Varietäten des Oberarmes als Ausgangspunkt dienen konnten, und zwar von Arctopitheken: *Hapale penicillata* (3¹), *Hapale jacchus* (2), *Hapale albicollis* (1) und *Hapale rosalia*, von Platyrrhinen: *Cebus capucinus* (1), *Cebus hypoleucos* (3), *Nyctipithecus vociferans* (1), *Ateles arachnoides* (1), *Ateles paniscus* (1), *Ateles Geoffroyi* (1), *Myetes seniculus* (1), *Lagothrix Humboldtii* (1). Die in der Litteratur beschriebenen Affen gehören meist der alten Welt an, so dass ich auf sie nicht Bezug nehmen konnte.

Die Untersuchung wurde an injicirten Präparaten angestellt; wo sich Abweichungen auf beiden Seiten finden, sind sie besonders erwähnt.

Zum Ausgangspunkt nehmen wir die Arctopitheci, da sie im Verhalten der Oberarmarterien Zustände darbieten, von denen sich die der übrigen ableiten lassen.

U n t e r s u c h u n g.

Hapale penicillata.

Die Medianusschlinge liegt beiderseits über der A. axillaris, die sich bald nach ihrem Eintritt in die Achselhöhle in zwei gleich starke Äste, eine A. brachialis superficialis² und A. brachialis profunda theilt.

Die A. brachialis superficialis, der obere der beiden Äste, giebt zunächst eine A. thoracica longa ab, die auf dem M. serratus anticus major herabläuft und dabei an diesen Muskel, sowie zu den Achseldrüsen Zweige abgiebt (links entspringt sie an der

¹ Die beigesetzten Ziffern geben die Zahl der untersuchten Exemplare an.

² Wegen seiner oberflächlichen Lage vor dem M. medianus unter der Oberarmfascie und der Abgabe von Zweigen an die Beuger des Oberarmes nenne ich das obere Gefäß A. brachialis superficialis; es entspricht einer »hohen Radialis« der Autoren beim Menschen und einem hohen Collateralstamm RUGE's.

Theilungsstelle der *A. axillaris* an der unteren Seite derselben). Eine *A. thoracico-acromialis* entspringt etwas tiefer als die vorige und steigt etwas aufwärts, um sich am oberen Rand des *M. pectoralis minor* in ihre nach drei Seiten ausstrahlende Äste zu theilen: mehrere *Rami pectoralis* verlaufen medianwärts zu den Brustmuskeln; einer von ihnen ist mächtiger entwickelt und läuft längs der *Clavicula* bis zum Sternoclaviculargelenk, er versorgt die hier entspringende Portion des *M. pectoralis major* und giebt aufwärts verlaufende Zweige ab, die vor der *Clavicula* zur Vorderseite des Halses gehen und sich hier schlingenförmig vereinigen. Ein *Ramus acromialis* verläuft zum acromialen Ursprunge des *M. deltoideus*, indem er sich verzweigt, ein *Ramus deltoideus* nimmt seinen Weg in der Spalte zwischen *M. deltoideus* und *pectoralis major* und anastomosirt mit den *Artt. circumflexae humeri*.

Nach Abgabe dieser beiden Äste kreuzt die *A. brachialis superficialis* bei ihrem Austritt aus der Achselhöhle den *N. ulnaris*, da die Medianusschlinge über der *A. axillaris* liegt, und den *N. medianus* an deren vorderer Seite und läuft längs des *M. coracobrachialis*, dann des Innenrandes des *M. biceps* vor dem *N. medianus* gelagert zur Ellenbogenbeuge, schräg gekreuzt von der Aponeurose des *M. biceps*. Sie setzt sich dann am Vorderarm als *A. radialis* längs dessen Radialseite fort und ist dabei dem Innenrand des *Brachioradialis* angelagert.

Auf ihrem Verlauf am Oberarm giebt sie *Rami musculares* zum *Biceps* und *Brachialis internus*; ein starker Bicepsast geht etwas über der Mitte des Oberarmes ab und vertheilt sich dann zwischen den beiden Bicepsköpfen. Im Beginne des unteren Drittels entsendet sie einen starken Ast, der nach Abgabe von Zweigen zum *Brachialis* und *Anconaeus internus* sich um den *Brachialis internus* schlägt, an dessen Hinterfläche er nach außen ins Gebiet der *A. recurrens radialis* verläuft. Er kommt dort zwischen *Brachialis internus* und dem Ursprung des *Extensor carpi radialis longus* zum Vorschein und verzweigt sich an den Bändern der radialen Strecker. Sein Ende begleitet als feiner Ast den *Ramus superficialis Nervi radialis* bis über die Mitte des Vorderarmes hinaus. Etwas tiefer als der vorige Ast geht aus der *Brachialis superficialis* ein feiner Zweig ab, der mit einem Ast des *N. cutaneus brachii internus major* über den *Epicondylus medialis* verläuft und sich am Rücken des Vorderarmes verbreitet.

Die *A. brachialis profunda*, der untere der beiden Äste, in die sich die *A. axillaris* theilt, giebt an ihrer hinteren Seite in der

Spalte zwischen *M. subscapularis* und *teres major* einen kurzen gemeinschaftlichen Stamm ab, der sich in einen Ast für die *Artt. circumflexae humeri* und in eine *A. subscapularis* mit ihren beiden Endästen theilt. Die *A. circumflexa humeri anterior* verläuft unter dem *M. coracobrachialis* lateralwärts zum *Sulcus intertubercularis* und theilt sich hier in einen auf- und absteigenden Zweig, von denen der erstere zur Kapsel des Schultergelenks geht. Die *A. circumflexa humeri posterior* ist mächtig entwickelt und entsendet zunächst einen *Ramus subscapularis* zum gleichnamigen Muskel, sie tritt dann in der Lücke zwischen *Humerus*, *M. teres minor*, *major* und *Anconaeus longus* hindurch, wobei sie den genannten Muskeln Zweige abgibt. Hinter der Endsehne des *Teres major* entspringt von ihr eine *A. collateralis radialis*, die an der Hinterfläche des *Humerus* längs des sich hier weiter nach oben erstreckenden Ursprungs des *Anconaeus internus* nach außen verläuft, wo sie an der lateralen Seite zusammen mit dem *N. radialis* in der Mitte des Oberarmes zwischen *Anconaeus externus* und *Brachialis internus* zum Vorschein kommt. Auf ihrem Verlauf giebt sie Zweige an den *Anconaeus externus* und *internus*, sowie an den *Brachialis internus* ab: ihr Ende begleitet den *N. cutaneus brachii posterior inferior* als feiner Ast zur Streckseite des Vorderarmes. Nach Abgabe der *A. collateralis radialis* und eines längeren zwischen dem *Anconaeus longus* und *externus* abwärts verlaufenden Zweiges gelangt die *A. circumflexa* unter den Deltamuskel, an dem sie sich verzweigt; auch die oberen Partien des *M. infraspinatus* werden von ihr versorgt. Die *A. circumflexa scapulae*, der eine der beiden Endäste der *A. subscapularis*, senkt sich zwischen *M. subscapularis* und *teres major* ein, an beide Muskeln Äste abgebend und tritt unterhalb des Ursprungs des *Anconaeus longus*, der sich längs des lateralen Scapularendes abwärts erstreckt, zur Rückseite der Scapula.

Die *A. thoracico-dorsalis* verläuft zwischen *M. serratus anticus major* und *M. latissimus dorsi* herab und verzweigt sich an letzterem Muskel und dem *Teres major*. Von ihr entspringt dicht an ihrem Ursprung die *A. profunda brachii*, die in Begleitung des *N. radialis* vor der Endsehne des *Latissimus dorsi* abwärts verläuft; sie giebt zunächst einen Zweig zum *Anconaeus quintus*¹ und

¹ Es ist dieses ein von der Endsehne des *Latissimus dorsi* entspringender platter Muskel, der mit seiner dünnen Endsehne an der medialen Seite des *Olecranon*s Befestigung gewinnt und in die Fascie der Streckseite des Vorderarmes

entsendet dann einen längs des Innenrandes des *Anconaeus longus* parallel dem *N. ulnaris* verlaufenden Zweig bis herab zum *Olecranon*. Das Ende der *Profunda* verläuft als *A. collateralis media* zwischen *Anconaeus externus* und *internus*, dann im gemeinsamen Bauche herab zum *Olecranon*.

Nach dem Austritt aus der Achselhöhle wird die *A. brachialis profunda* von dem *N. ulnaris* an ihrer Vorderfläche gekreuzt, der dann hinter ihr verläuft und sich erst im unteren Abschnitt von ihr trennt, um hinter den *Epicondylus ulnaris* zu treten. Der *N. medianus* liegt vor der Arterie, die längs der, sich bis über die Mitte des Oberarmes nach unten erstreckenden Insertion des *M. coraco-brachialis* und dann in der Furche zwischen *Brachialis* und *Anconaeus internus* verläuft. Vor dem Eintritt in die Ellenbogenbeuge liegt die Arterie der Vorderfläche, des hier vom Ursprunge des *Brachialis internus* freien Humerus direkt auf. Außer kleinen, zu den oben genannten Muskeln gehenden Ästen giebt sie in ihrem unteren Abschnitt eine *A. collateralis ulnaris inferior* ab, die mit dem *N. ulnaris* hinter dem *Epicondylus ulnaris* verläuft. Sie versorgt den *Anconaeus internus* und giebt dicht an ihrem Ursprung einen feinen Zweig ab, der vor dem *Epicondylus ulnaris* zum Ellenbogengelenk geht.

Bei einem zweiten Exemplar von *Hapale penicillata* (Fig. 2) findet die Theilung der *A. axillaris* in eine *A. brachialis superficialis* und *profunda* ebenfalls auf der ersten Strecke ihres Verlaufs durch die Achselhöhle statt. Die *A. brachialis superficialis* giebt nahe ihrem Ursprung an der oberen Seite eine *A. thoracico-acromialis* ab, während in gleicher Höhe an ihrer unteren Seite eine *A. thoracica longa* entspringt. An der Stelle wo die *A. brachialis superficialis* den *N. ulnaris* kreuzt, giebt sie einen Ast ab, der zuerst an der medialen Seite des Nerven und dann im weiteren Verlauf an seiner vorderen Seite mit ihm hinter dem *Epicondylus ulnaris* verläuft. Er ist durch eine schräg nach vorn verlaufende Anastomose mit der *A. brachialis superfie.* verbunden und giebt außerdem unterhalb der Mitte des Oberarmes einen feinen Zweig ab, der mit einem Ast des *N. cutaneus brachii internus major* über den *Epicondylus medialis* verläuft. Links entspringt ein ähnlicher Ast, jedoch aus der *A. profunda brachii* und läuft an der vorderen Seite des *N. ulnaris* mit

ausstrahlt. Innervirt wird er von einem, sich schon in der Achselhöhle lösenden Zweig des *N. radialis*.

ihm abwärts; dicht oberhalb des *Epicondylus ulnaris* giebt sie einen feinen Zweig ab, der vor dem *Epicondylus* verläuft und in der Tiefe der Ellenbogenbeuge mit der *A. ulnaris* anastomosirt.

Eine *A. plicae cubiti superficialis* geht beiderseits unter dem *Lacertus fibrosus* aus der *A. brachialis superficialis* ab und verzweigt sich am *Pronator teres*.

Eine *A. collateralis ulnaris inferior* ist nicht vorhanden.

Bei einem dritten Exemplare finden sich folgende Abweichungen von dem zuerst aufgeführten Befunde:

Die Theilung der *A. axillaris* in eine *A. brachialis superficialis* und *profunda* erfolgt links etwas tiefer, von ersterer entspringt beiderseits zunächst die *A. thoracico-acromialis* und dicht unter ihr die *A. thoracica longa*.

Ein starker Muskelast geht im oberen Drittel des Oberarmes von der *Brachialis superficialis* zum *M. biceps* und *brachialis internus*.

Eine *A. plicae cubiti superficialis* ist beiderseits, wie beim zweiten Exemplar vorhanden.

Die aus der *A. thoracico-dorsalis* entspringende *A. profunda brachii* giebt beiderseits auf der Endsehne des *Latissimus dorsi* einen feinen Ast ab, der mit dem *N. ulnaris* an dessen vorderer Seite abwärts und hinter dem *Epicondylus ulnaris* verläuft.

Hapale albicollis

bietet ähnliche Verhältnisse dar, wie der vorhergehende.

Die Medianusschlinge liegt über der *A. axillaris*, die sich in die starke *A. brachialis superficialis* und *profunda* theilt. Erstere giebt zunächst einen kleinen Zweig zum *M. subscapularis* und den obersten Zacken des *M. serratus anticus*, dann eine *A. thoracico-acromialis*, die außer einem *Ramus deltoideus* und *acromialis*, noch mehrere *Rami pectoralis* entsendet, von denen einer mächtiger entwickelt ist und längs der *Clavicula* verläuft und den *M. subclavius* und den *Claviculartheil* des *Pectoralis major* versorgt. Eine *Art. thoracica longa* entspringt dicht unterhalb der vorigen und giebt auch noch Zweige an die Achseldrüsen ab.

Nach Abgabe dieser Äste läuft die *A. brachialis superficialis* schräg nach vorn und kreuzt dabei zunächst den *N. ulnaris* und dann den *N. medianus*, um an dessen Vorderfläche längs des Innenrandes des *M. biceps* zur Ellenbogenbeuge zu verlaufen. Sie tritt

hier unter dem *Lacertus fibrosus* als *A. radialis* zum Innenrand der brachioradialen Gruppe. Auf ihrem Verlaufe am Oberarm giebt sie Äste zum *M. biceps* und *brachialis internus*, außerdem einen hinter dem *Brachialis internus* lateralwärts verlaufenden Ast. Die *A. radialis* giebt an ihrem Beginne eine *A. recurrens radialis* ab, die unter den Bäuchen der Strecker mit dem vorigen Ast anastomosirt.

Die *A. brachialis profunda* giebt am lateralen Rand des *M. subscapularis* einen gemeinschaftlichen Stamm für die *Latt. circumflexa humeri* und die *A. subscapularis* ab. Letztere theilt sich dann in eine *A. circumflexa scapulae* und eine *A. thoracico-dorsalis*.

Im Beginn ihres Verlaufes am Oberarm giebt die *Brachialis profunda* eine *A. profunda brachii* ab, die sich wie bei *Hapale penicillata* verhält.

Außer kleineren Ästen zum *Brachialis* und *Anconaeus internus* entsendet die *Brachialis profunda* in ihrem unteren Abschnitt eine *A. collateralis ulnaris inferior*.

Hapale jacchus (Fig. 1).

Die Medianusschlinge liegt rechts über der *A. axillaris*, während sie links die *A. brachialis profunda* umfasst; die Theilung der *Axillaris* in ihre beiden Äste findet proximal derselben statt. Die *A. thoracico-acromialis* und *A. thoracica longa* entspringen rechts von einem kurzen gemeinschaftlichen Stamm aus der *A. brachialis superficialis*, dicht an ihrem Ursprunge (links entspringen beide gesondert, etwas weiter vom Ursprunge der *Brachialis superficialis* entfernt, und zwar die *A. thoracico-acromialis* zuerst). Der längs der Clavicula verlaufende *Ramus pectoralis* der *A. thoracico-acromialis* entsendet auch hier aufwärts vor der Clavicula zur vorderen Seite des Halses verlaufende Zweige.

Etwas über der Mitte des Oberarmes entsendet die *Brachialis superficialis* beiderseits einen starken Bicepsast, der sich zwischen den beiden Köpfen des Biceps vertheilt; außerdem giebt sie noch mehrere kleine Äste zum Biceps und *Brachialis internus* ab und entsendet im unteren Drittel einen stärkeren Ast, von dem außer kleineren Zweigen zu den genannten Muskeln, eine *A. collateralis ulnaris inferior* entspringt. Der stärkere Ast verläuft dann nach Abgabe dieser Zweige hinter dem *Brachialis internus* an der Vorderfläche des Humerus und kommt an der Außenseite von den Bäuchen der radialen Strecker,

an die er sich verzweigt, zum Vorschein; er entsendet noch einen feinen Zweig mit dem *Ramus superficialis* des *M. radialis* bis zur Hand (links wird dieser Zweig von der *A. radialis* des Vorderarmes abgegeben), während ein anderer mit dem *Ramus profundus* desselben Nerven den *M. supinator brevis* durchbohrt und zur Streckseite des Vorderarmes gelangt.

Eine *A. plicae cubiti superficialis* wird von der *Brachialis superficialis* unter dem *Lacertus fibrosus* abgegeben und verläuft über den Biegern.

Die *A. brachialis profunda* entsendet einen gemeinschaftlichen Stamm für die *Artt. circumflexae humeri* und *A. subscapularis*. Die *A. circumflexa humeri posterior* giebt an der hinteren Seite des Humerus außer einem zwischen *Anconaeus longus* und *externus* bis zur Mitte des Oberarmes abwärts verlaufenden Ast eine *A. collateralis radialis* ab, die längs des oberen Ursprungs des *Anconaeus internus* zur Außenseite des Humerus verläuft, wo sie mit dem *N. radialis* zwischen *Anconaeus externus* und *Brachialis internus* zum Vorschein kommt. Sie verzweigt sich am Ursprung des *Supinator longus*, anastomosirt mit dem hinter dem *Brachialis internus* verlaufenden Ast aus der *Brachialis superficialis* und entsendet einen feinen Zweig in Begleitung des *N. cutaneus brachii posterior inferior* bis zur Mitte des Vorderarmes.

Die *A. thoracico-dorsalis* giebt rechts einen feinen Ast ab, der vor der Endsehne des *M. latissimus dorsi* zum *Anconaeus longus* und *quintus* verläuft.

Auf der Endsehne des *Latissimus dorsi* entspringt aus der *Brachialis profunda* die *A. profunda brachii*. Sie giebt zunächst einen Zweig zum *Anconaeus longus* und theilt sich dann in zwei Äste, eine *A. collateralis media*, die zwischen *Anconaeus externus* und *internus* verläuft und einen Ast, der längs des Innenrandes des *Anconaeus longus* an der Hinterfläche des *Anconaeus internus* herabläuft und dabei den *N. ulnaris* eine Strecke weit begleitet, von dem er sich weiter nach unten entfernt.

Links entspringt die *A. profunda brachii* aus der *A. thoracico-dorsalis* und verläuft in Begleitung des *N. radialis* vor der Endsehne des *Latissimus dorsi*.

Bei einem zweiten Exemplar stimmte der Befund im Wesentlichen mit dem soeben angeführten überein.

Hapale rosalia.

Die Medianusschlinge liegt über und etwas hinter der *A. axillaris*, die zunächst eine *A. thoracico-aeromialis* abgibt, die sich in ihre gewöhnlichen Endäste theilt und auch kleine Zweige zur oberen seitlichen Brustwand abgibt. Die *A. thoracica longa* entspringt dicht unterhalb der vorigen, an der unteren Seite der *Axillaris* und verläuft längs der seitlichen Brustwand, wobei sie Zweige an den *Serratus anticus* und die Achseldrüsen abgibt. Am lateralen Rand des *M. subscapularis* entspringt an der hinteren Seite der *Axillaris* ein gemeinschaftlicher Stamm für die beiden *Latt. circumflexae* und die *A. subscapularis* (links ist der gemeinsame Stamm kürzer und die Theilung findet gleich am Ursprung statt). Der Ast für die *Artt. circumflexae* sendet auch einen Zweig zum *M. subscapularis*; die *A. subscapularis* spaltet sich in eine *A. circumflexa scapulae* und eine *A. thoracico-dorsalis*.

Bei einem zweiten Exemplar entspringt die *A. circumflexa humeri anterior* rechts gesondert, dicht neben dem gemeinschaftlichen Stamm, mehr an der oberen Seite der *Axillaris*.

Mit dem Austritt aus der Achselhöhle wird die *A. axillaris* auf der Endsehne des *M. latissimus dorsi* vom *N. ulnaris* an ihrer Vorderfläche gekreuzt; derselbe läuft dann etwas medial und hinter ihr, während der *N. medianus* vor ihr herabläuft.

Unterhalb der Kreuzung, auf der Sehne des *Latissimus dorsi*, entspringt rechts die *A. brachialis superficialis* (links entspringt sie etwas weiter abwärts) an der medialen Seite. Sie wendet sich nach vorn, kreuzt dabei den *N. medianus* an dessen Vorderfläche und läuft dann vor ihm, längs des Innenrandes des *M. biceps*, von ihm etwas bedeckt zur Ellenbogenbeuge; hier tritt sie unter dem *Lacertus fibrosus* durch und nimmt dann als *A. radialis* ihren Weg längs des Innenrandes der *brachioradialen Gruppe*. Auf ihrem Verlauf am Oberarm giebt sie Zweige zum *M. biceps* und *brachialis internus*, in der Ellenbogenbeuge eine *A. plicae cubiti superficialis* ab.

Bei dem zweiten Exemplar entspringt die *Brachialis superficialis* links, gleichfalls etwas weiter abwärts am Oberarm, es geht dann über ihr auf der Endsehne des *Latissimus* ein feiner Ast aus der *A. axillaris* ab, der gleichfalls vor dem *N. medianus* seinen Weg nimmt und sich zwischen *M. biceps* und *brachialis internus* verzweigt.

In gleicher Höhe mit der *A. brachialis superficialis* entspringt an der hinteren Seite der *Axillaris* die *A. profunda brachii*. Sie verläuft in Begleitung des *N. radialis* an dessen medialer Seite und giebt zunächst einen Zweig zum *Anconaeus longus* und *quintus* ab, dann theilt sie sich in ihre beiden Endäste, von denen die *A. collateralis radialis*, den *N. radialis* von hinten umfassend, an seiner oberen, lateralen Seite mit ihm zur Außenseite des Humerus verläuft, wo sie zwischen *Anconaeus externus* und *Brachialis internus* zum Vorschein kommt. Der andere Ast, die *A. collateralis media*, entsendet einen längs des Innenrandes des *Anconaeus longus* verlaufenden Ast und verläuft dann zwischen *Anconaeus externus* und *internus*.

Die *A. brachialis profunda* hat auf ihrem Verlaufe am Oberarm den *Anconaeus internus* hinter sich und verläuft in der Furche zwischen ihm und dem *Brachialis internus*. Sie tritt in ihrem untersten Abschnitt auf die Vorderfläche des hier vom Ursprung des *Brachialis internus* freien Humerus und gelangt, diesem Muskel an der medialen Seite angelagert, in die Ellenbogenbeuge. Auf ihrem Verlaufe giebt sie Äste zum *Brachialis* und *Anconaeus internus* und an ihrem unteren Ende eine *A. collateralis ulnaris inferior* ab, die Zweige zum *Pronator teres* und *Anconaeus internus* entsendet, um dann mit dem *N. ulnaris* hinter dem *Epicondylus ulnaris* zu verlaufen. Dicht über der Ellenbogenbeuge geht aus der *Brachialis profunda* ein quer lateralwärts hinter dem *Brachialis internus* ins Gebiet der *A. recurrens radialis* verlaufender Ast ab, der mit der *A. collateralis radialis* anastomosirt und einen feinen Zweig mit dem *Ramus superficialis* des *N. radialis* entsendet.

Bei dem zweiten Exemplar bietet die *A. profunda brachii* rechts in dem Ursprung ihrer Äste einige Abweichungen dar. Die *A. collateralis radialis* entspringt gesondert in gleicher Höhe mit der *A. brachialis superficialis* an der hinteren Seite der *Axillaris* und giebt kurz nach ihrem Ursprung einen Ast zum *M. coracobrachialis*. Die *A. collateralis media* entspringt etwas tiefer und giebt den längs des Innenrandes des *Anconaeus longus* verlaufenden Ast ab.

Nyctipithecus vociferans

zeigt fast das gleiche Verhalten in der Gefäßvertheilung, wie die *Hapaliden*.

Die *A. axillaris* theilt sich gleich nach ihrem Eintritt in die

Achselhöhle in zwei gleich starke Äste, eine *A. brachialis superficialis* und *profunda*. Die *A. brachialis superficialis* giebt bald nach ihrem Ursprung einen gemeinschaftlichen Stamm ab, der sich in eine *A. thoracico-acromialis* und eine *A. thoracica longa* theilt. Sie kreuzt darauf die obere Wurzel des *N. medianus* und verläuft dann etwas lateral und vor dem Nerven längs des Innenrandes des *M. coracobrachialis* und *biceps* zur Ellenbogenbeuge. Nach dem Durchtritt unter dem *Lacertus fibrosus* nimmt sie als *A. radialis* ihren Weg längs des Innenrandes des *Brachio-radialis*. Auf ihrem Verlaufe am Oberarm giebt sie mehrfache Äste zu den Beugemuskeln, von denen einer stark entwickelt ist und kurz nach ihrem Austritt aus der Achselhöhle entspringt: er verläuft zwischen den beiden Köpfen des *M. biceps*. Etwas oberhalb der Mitte des Oberarmes giebt die *Brachialis superficialis* einen feinen Ast ab, der mit dem *N. cutaneus brachii internus major* verläuft und sich am Rücken des Vorderarmes, den Ausbreitungen des Nerven folgend, verzweigt.

Die *A. radialis* entsendet nahe ihrem Ursprunge eine stark entwickelte *A. recurrens radialis*, die sich an den Bäuhen der Strecker verzweigt und mit der *A. collateralis radialis* anastomosirt.

Die *A. brachialis profunda* wird dicht an ihrem Ursprung von der Medianusschlinge umfasst und giebt noch in der Achselhöhle einen gemeinschaftlichen Stamm für die *Artt. circumflexae humeri* und die *A. subscapularis* ab. Von der *A. circumflexa humeri posterior* entspringt hinter der Sehne des *Teres major* eine *A. collateralis radialis*, die an der Hinterseite des Humerus längs des oberen Ursprunges des *Anconaeus internus* abwärts und nach außen verläuft. Sie kommt dann mit dem etwas tiefer an der Hinterfläche des *Anconaeus internus* um den Humerus sich schlingenden *N. radialis* an der Außenseite desselben zwischen *Anconaeus externus* und *Brachialis internus* zum Vorschein. Sie anastomosirt mit der *A. recurrens radialis* und entsendet einen Zweig, der den Ausbreitungen des *N. cutaneus brachii posterior inferior* folgend, sich am Ursprung der radialen Strecker und an der Streckseite des Vorderarmes bis über die Mitte hinaus verbreitet.

Auf der Sehne des *Latissimus dorsi* entspringt von der *A. brachialis profunda* die *A. profunda brachii*. Sie entsendet zunächst Zweige zum *Teres major* und *Latissimus dorsi* und giebt dann einen mit dem *N. ulnaris* verlaufenden Ast, eine *A. collateralis ulnaris superior*, ab, der den *Anconaeus internus* versorgt und mit dem Nerven hinter den *Epicondylus ulnaris* tritt. Die *Profunda brachii*

endet dann als *A. collateralis media* zwischen *Anconaeus externus* und *internus*. (Links entspringt die *A. collateralis ulnaris superior* selbständig von der *Brachialis profunda* etwas unterhalb der *Profunda brachii*.)

Mit dem Austritt aus der Achselhöhle hat die *Brachialis profunda* zuerst den *Anconaeus internus* hinter sich und kommt dann in ihrem weiteren Verlauf auf die Vorderfläche des *Brachialis internus* zu liegen. Sie giebt dabei schwache Äste zu den genannten Muskeln ab.

Der hinter dem *Brachialis internus* nach außen verlaufende Ast, der bei den Hapaliden ziemlich stark ist, ist hier nur schwach entwickelt. Er läuft nach hinten und medialwärts auf dem *Brachialis internus* und senkt sich zwischen *Humerus* und diesem Muskel, an dessen Hinterfläche er sich verbreitet, ein.

Während bei den Hapaliden eine ziemliche Konstanz in der Abgabe der einzelnen Äste und deren Verlauf herrschte, begegnen wir bei *Cebus* variableren Verhältnissen. Bei diesen Formen ist noch ein Foramen supracondyloideum vorhanden, das den Verlauf der *A. brachialis profunda* beeinflusst und Abweichungen desselben bedingt.

Cebus capucinus.

Die beiden Wurzeln des *N. medianus* liegen über der *A. axillaris*, von deren erster Strecke ein kurzer Stamm entspringt, der sich in eine *A. thoracio-acromialis* und eine *A. thoracica longa* theilt. Erstere spaltet sich am oberen Rand des *Pectoralis minor* in mehrfache Zweige, von denen einer als *Ramus deltoideus* über der Endsehne des *Pectoralis minor* in der Furchung zwischen *M. deltoideus* und *pectoralis major* verläuft. Ein anderer tritt als *Ramus acromialis* zum acromialen Ursprung des *Deltoides*, in dem er sich verzweigt; auch zu den *Pectoralmuskeln* gehen mehrfache Zweige ab.

Die *A. thoracica longa* verläuft längs der seitlichen Brustwand auf dem *M. serratus anticus major* herab, den sie versorgt.

Am lateralen Rand des *M. subscapularis* entsendet die *Axillaris* an ihrer hinteren Seite einen gemeinschaftlichen Stamm, der sich in einen Ast für die beiden *Artt. circumflexae humeri* und eine *A. subscapularis* theilt. Die *A. circumflexa humeri anterior* verläuft unter dem *M. coracobrachialis* lateralwärts, während die *A. circumflexa humeri posterior*, der bedeutendere Ast, zwi-

schen Humerus *M. teres minor*, *major* und *Anconaeus longus* hindurch zur hinteren Fläche des Humerus tritt.

Die *A. subscapularis* spaltet sich in ihre beiden Endäste, *A. circumflexa scapulae*, die unterhalb des Ursprungs des *Anconaeus longus* zwischen *Teres major* und dem Ursprung des *Teres minor* zur hinteren Fläche der *Scapula* tritt, und *A. thoracico-dorsalis*, die zwischen *Latissimus dorsi* und *Serratus anticus* herab verläuft.

Auf der Endsehne des *Latissimus dorsi* entspringt nahe am Ende der *Axillaris* die *A. brachialis superficialis* an der medialen Seite derselben. Sie verläuft dann schräg nach vorn, vor dem *N. ulnaris* und *medianus* zum Innenrand des *M. biceps*, dem folgend sie zur Ellenbogenbeuge tritt. Sie wird hier schräg gekreuzt vom *Lacertus fibrosus* und nimmt dann ihren Weg als *A. Radialis* an der Radialseite des Vorderarmes zwischen *Pronator teres* und *Brachioradialis*.

Auf ihrem Verlaufe am Oberarm giebt sie Äste zum *M. biceps* und im unteren Dritttheil eine *A. collateralis ulnaris inferior* ab, die medialwärts und nach hinten über die das *Foramen supracondyloideum* abschließende Knochenspange zum *Anconaeus internus* verläuft, an den sie sich verzweigt. Ihr Ende verläuft dann mit dem *N. ulnaris* hinter den *Epicondylus ulnaris*.

In der Ellenbogenbeuge wird unter dem *Lacertus fibrosus* eine *A. plicae cubiti superficialis* zum *Pronator teres* abgegeben.

Nach Abgabe der *Brachialis superficialis* verläuft die *A. brachialis profunda* längs der medialen Seite des *M. coracobrachialis* und hat dabei den *Anconaeus internus* hinter sich. Sie tritt dann in ihrem weiteren Verlauf auf den *Brachialis internus* und verläuft vor dem *Foramen supracondyloideum* medial von der Endsehne des *M. biceps* zur Ellenbogenbeuge, direkt hinter der *Brachialis superficialis*. Der *N. medianus* kreuzt mit dem *N. ulnaris* die Arterie unterhalb des Abgangs der *Brachialis superf.* an ihrer Vorderfläche und verläuft dann medial und etwas nach hinten auf dem *Anconaeus internus* liegend allein durchs *Foramen supracondyloideum* zur Ellenbogenbeuge. Hier kreuzt er die *Brachialis profunda* wieder an ihrer Vorderseite und kommt so lateral von ihr zu liegen.

Unterhalb der Endsehne des *Latissimus dorsi* entspringen an der hinteren Seite der *Brachialis profunda* die beiden Äste der *Profunda brachii* gesondert, jedoch in gleicher Höhe, die *A. collateralis radialis* und *media*. Zwischen beide lagert sich von hinten der

N. radialis, an dessen lateraler und oberer Seite die A. collateralis radialis nach außen verläuft, wo sie mit ihm zwischen Anconaeus externus und Brachialis internus zum Vorschein kommt; sie giebt kurz nach ihrem Ursprung einen Zweig zum M. coracobrachialis.

Die A. collateralis media giebt einen längs des Innenrandes des Anconaeus longus verlaufenden Zweig ab und verläuft dann zwischen Anconaeus externus und internus. Kurz vor dem Eintritt in die Ellenbogenbeuge giebt die Brachialis profunda noch einen hinter dem Brachialis internus quer nach außen verlaufenden Ast ab, der diesen Muskel versorgt und sich dann am Ursprunge der radialen Streckergruppe des Vorderarmes verzweigt.

Cebus hypoleucos (Fig. 3).

Die A. axillaris giebt zunächst eine A. thoraeico-acromialis ab, dann spaltet sie sich in zwei ungleiche Äste, einen schwächeren vorderen, A. brachialis superficialis und einen stärkeren hinteren, A. brachialis profunda. Letztere wird von der sich fast bis zum Ende der Achselhöhle erstreckenden Medianusschlinge umfaßt. Die A. brachialis superficialis kreuzt die obere Medianuswurzel und verläuft dann vor dem N. medianus längs des Innenrandes des M. biceps, dem folgend sie zur Ellenbogenbeuge tritt unter dem Lacertus fibrosus. Sie setzt sich dann als A. radialis an der Radialseite des Vorderarmes fort.

In der Achselhöhle giebt sie Zweige zu den Pectoralmuskeln und den Achseldrüsen, auf ihrem Verlauf am Oberarm Zweige zum M. biceps und brachialis internus, von denen einer stärker entwickelt ist und hinter dem Brachialis internus nach außen verläuft. Unter dem Lacertus fibrosus entspringt eine A. plicae cubiti superficialis aus der Brachialis superficialis, die sich bis zur Mitte des Vorderarmes erstreckt.

Die A. radialis giebt eine A. recurrens radialis ab, die lateral unter den Bäuchen der Strecker verläuft, an denen sowie an dem Brachialis internus sie sich verzweigt. Sie anastomosirt mit dem hinter dem Brachialis internus verlaufenden Ast aus der Brachialis superficialis und der A. collateralis radialis.

Von der A. brachialis profunda entspringen dicht an ihrem Ursprung in gleicher Höhe, aber an verschiedener Stelle der Circumferenz, der Stamm für die beiden Artt. circumflexae humeri und die A. subscapularis. Die A. circumflexa humeri

posterior giebt an der Hinterfläche des Oberarmes einen zwischen *Anconaeus longus* und *externus* herabverlaufenden Zweig, sowie einen zum Ursprung des *Anconaeus internus*, an dem und dem *Anconaeus externus* er sich verzweigt.

Die *A. subscapularis* theilt sich in eine *A. circumflexa scapulae* und eine *A. thoracico-dorsalis*, die noch Zweige zum *M. subscapularis* und den Achseldrüsen entsendet.

Mit dem Austritt aus der Achselhöhle verläuft die *A. brachialis profunda* an der medialen Seite des *M. coracobrachialis* und hat dabei den *Anconaeus internus* hinter sich. Sie tritt dann mit dem *N. medianus*, der zuerst an ihrer vorderen, dann an ihrer medialen Seite verläuft, durchs Foramen supracondyloideum. Nach dem Durchtritt durch dasselbe wird sie in der Ellenbogenbeuge von dem Nerven an ihrer vorderen Fläche gekreuzt, der so an ihre laterale Seite gelangt.

Am unteren Rand der Endsehne des *Latissimus dorsi* entspringt aus der *Brachialis profunda* die *A. profunda brachii*, die an der medialen Seite des *N. radialis* zur Hinterseite des Armes verläuft. Sie giebt zunächst Zweige zum *Anconaeus longus* und *quintus* und theilt sich dann in ihre beiden Endäste, eine *A. collateralis radialis* und eine *A. collateralis medialis*. Letztere entsendet einen längs des Innenrandes des *Anconaeus longus* verlaufenden Zweig, der sich an ihm und dem *Anconaeus internus* verzweigt. Unterhalb der *Profunda brachii* entspringt ein Ast, der unter dem *M. coracobrachialis* zum Ursprung des *Brachialis internus* geht. Außer mehreren kleineren zum *Anconaeus* und *Brachialis internus* gehenden Ästen entspringt von der *Brachialis profunda* vor ihrem Durchtritt durchs Foramen supracondyloideum eine *A. collateralis ulnaris inferior*.

Bei einem zweiten Exemplar entspringt vom Anfange der *A. axillaris* als feiner Ast die *A. brachialis superficialis*. Sie entsendet zunächst eine *A. thoracico-acromialis*, die sich am oberen Rand des *Pectoralis minor* in ihre Endäste theilt; von den zu den Pectoralmuskeln gehenden Ästen verläuft einer längs der *Clavicula* und sendet vor ihr Zweige zur vorderen Halsgend.

Dicht unterhalb der vorigen entspringt eine *A. thoracica longa*, die auch noch Zweige zu Pectoralmuskeln abgiebt. Nach Abgabe dieser beiden Äste setzt sich die *Brachialis superficialis* längs des Innenrandes des *M. biceps* vor und etwas lateral vom

N. medianus fort. Sie giebt dabei Zweige zum M. coracobrachialis, biceps und Anconaeus internus und mündet in einen aus der A. brachialis profunda an deren Vorderfläche, lateral vom N. medianus vor ihrem Durchtritt durchs Foramen supracondyloideus entspringenden Ast. Kurz vor ihrer Einmündung giebt sie noch einen feinen, mit dem N. cutaneus brachii internus major über den Epicondylus medialis verlaufenden Zweig ab.

Nach Abgabe der A. brachialis superficialis setzt sich die A. axillaris in fast gleicher Stärke als A. brachialis profunda fort und wird dabei von der Medianschlinge umfasst. Sie entsendet am lateralen Rand des M. subscapularis einen gemeinschaftlichen Stamm für die beiden Artt. circumflexae humeri und die A. subscapularis. Von der A. thoracico-dorsalis der letzteren entspringt rechts ein Zweig, der vor der Endsehne des Latissimus dorsi zum Anconaeus longus und quintus geht; links entspringt dieser Zweig direkt aus der Brachialis profunda, dicht über dem Ursprung der Profunda brachii. Die A. circumflexa humeri posterior giebt beiderseits an der Hinterfläche des Oberarmes einen zwischen Anconaeus longus und externus abwärts verlaufenden Zweig ab, sowie rechts noch einen feinen Zweig, der, vom Anconaeus externus, dessen Ursprung er versorgt, bedeckt, zur Außenseite des Oberarmes gelangt, wo er zwischen ihm und dem Brachialis internus zum Vorschein kommt und mit einem Aste der Profunda brachii anastomosirt. Dieser Zweig ist bei den Hapaliden mächtiger entwickelt und erstreckt sich als A. collateralis radialis bis zum Vorderarm.

Am Oberarme verläuft die A. brachialis profunda im Suleus bicipitalis medialis an der Innenseite des M. coracobrachialis. Der N. medianus liegt dabei etwas medial und vor ihr, vor dem Durchtritt durchs Foramen supracondyloideus kreuzt er die Brachialis profunda an ihrer vorderen Seite und tritt mit ihr lateral gelagert durchs Foramen zur Ellenbogenbeuge.

Links liegt der N. medianus medial und etwas hinter der Brachialis profunda, die direkt vor dem Foramen supracondyloideus, dem Knochen aufliegend, zur Ellenbogenbeuge verläuft. Hier wird sie vom N. medianus nach dessen Durchtritt durchs Foramen an ihrer Vorderfläche gekreuzt.

Unterhalb der Sehne des Latissimus dorsi entspringt von der Brachialis profunda eine A. profunda brachii, die mit dem N. radialis nach hinten und außen verläuft. Sie entsendet zunächst

einen Zweig, der längs des Innenrandes des *Anconaeus longus* bis zum Olecranon herab verläuft und theilt sich dann in ihre Endäste, eine schwach entwickelte *A. collateralis radialis*, die mit dem *N. radialis* nach außen verläuft, wo sie, wie oben bereits erwähnt, mit einem Ast der *Circumflexa humeri posterior*, sowie außerdem mit dem hinter dem *Brachialis internus* aus der *Brachialis profunda* verlaufenden Ast anastomosirt, und eine *A. collateralis media*, die an der Hinterfläche zwischen *Anconaeus externus* und *internus* herabverläuft.

Dicht unterhalb der *Profunda brachii* geht ein starker Ast ab, der lateralwärts unter dem *M. coracobrachialis* verläuft und sich an ihm, sowie am *M. biceps* und *brachialis internus* verzweigt. Außerdem giebt die *Brachialis profunda* noch mehrere kleinere Äste zum *Anconaeus* und *Brachialis internus*. An der Grenze des mittleren und unteren Drittels entspringt an ihrer hinteren Seite eine *A. collateralis ulnaris inferior*, die mit dem *N. ulnaris* verläuft.

Etwas unterhalb der *A. collateralis ulnaris inferior* entspringt dicht über dem *Foramen supracondyloideum* ein starker Ast an der Vorderseite der *A. brachialis profunda*, lateral vom *N. medianus*, der etwas nach vorn und abwärts verläuft. Nach Abgabe kleinerer Äste zum *Brachialis internus* mündet die stark reducirte *A. brachialis superficialis* in ihn ein, deren Richtung er längs des Innenrandes des *M. biceps* fortsetzt. Er tritt dann unter dem *Lacertus fibrosus* zur Radialseite des Vorderarmes, an der er als *A. radialis* seinen Weg nimmt.

Von der *Brach. prof.* geht zuletzt noch unterhalb des *Foramen supracondyloideum* dicht über der Ellenbogenbeuge ein lateralwärts verlaufender Ast ab, der hinter dem *Brachialis internus* seinen Weg nimmt. Er giebt Zweige an diesen Muskel ab und kommt dann an der Außenseite zwischen ihm und dem Ursprung des *M. extensor carpi radialis longus* zum Vorschein. Er verzweigt sich hier an den Bäuchen der Strecker bis zur Mitte des Vorderarmes und anastomosirt sowohl mit der *A. collateralis radialis* als auch mit einer von der *A. radialis* abgegebenen *A. recurrens radialis*, die sich hauptsächlich am Bauche des *Supinator longus* verzweigt.

An der rechten Seite, wo die *A. brachialis profunda* mit dem *N. medianus* durchs *Foramen supracondyloideum* tritt, besteht eine feine Anastomose vor demselben, zwischen einem *Brachialis internus*-Zweig, der dicht am Ursprung des an der vorderen Seite der *Brachialis profunda* über dem *Foramen* entspringenden Astes abgegeben

wird und einem solchen, der von dem hinter dem *Brachialis internus* dicht über der Ellenbogenbeuge aus der *Brachialis profunda* verlaufenden Astes entspringt.

Links, wo die *A. brachialis profunda* vor dem Foramen supracondyloideum verläuft, geht ein feiner Zweig, der als Ast der *A. collateralis ulnaris inferior* erscheint, mit dem *N. medianus* durchs Foramen. Er anastomosirt mit einem *Brachialis internus*-Zweig des hinter diesem Muskel verlaufenden Astes aus der *Brachialis profunda*.

Bei einem dritten Exemplar wird die *A. axillaris* von einer weiten, sich bis zum Ende der Achselhöhle erstreckenden Medianus-schlinge umfasst. Bedeckt von dem *Pectoralis minor* entspringen an ihrer vorderen Seite von ganz kurzem gemeinschaftlichen Stamm, die *A. thoracico-acromialis* und die *A. thoracico longa*. Von den *Rami pectoralis* der ersteren verläuft einer längs der *Clavicula* und sendet Zweige zum Claviculartheil des *Pectoralis major*, sowie vor der *Clavicula* nach aufwärts zur vorderen Seite des Halses. Die *A. thoracico longa* verläuft an der seitlichen Brustwand nach vorn und abwärts und giebt Zweige zum *Pectoralis minor* und *Serratus anticus major*.

Links entspringt die *A. thoracico-acromialis* mehr an der oberen Seite der *A. axillaris*, während die *A. thoracica longa* etwa unterhalb an der vorderen Seite derselben entspringt.

An ihrer hinteren Seite giebt die *A. axillaris* einen *R. subscapularis* ab, der sich am gleichnamigen Muskel verzweigt. Etwas unterhalb dieses Astes entspringt am lateralen Rand des *M. subscapularis* ein ganz kurzer gemeinschaftlicher Stamm, der sich sogleich in den Ast für die beiden *Artt. circumflexae humeri* und eine *A. subscapularis* theilt. Die *A. circumflexa humeri anterior* tritt unter dem *M. coraco-brachialis* hindurch und theilt sich in einen auf- und absteigenden Ast. Ersterer geht zur Kapsel des Schultergelenkes, während letzterer sich an dem *M. coracobrachialis* und den beiden *Bicepsköpfen* verzweigt. Die *A. circumflexa humeri posterior* giebt zunächst Zweige zum *Teres major* und verläuft dann lateral und rückwärts um das *Collum chirurgicum*. Die *A. subscapularis* theilt sich in eine *A. circumflexa scapulae* und eine *A. thoracico-dorsalis*, die auch Zweige zum *M. subscapularis* abgiebt.

Links entspringt die *A. subscapularis* getrennt und etwas höher wie der Ast für die *Artt. circumflexae humeri*.

Auf der Endsehne des *Latissimus dorsi* entspringt an der hinteren Seite der *A. axillaris* eine starke *A. profunda brachii*. Sie giebt zunächst einen lateralwärts verlaufenden Ast ab, der Zweige zum *Anconaeus internus* und *M. coracobrachialis* entsendet und dann unter letzterem hindurch um sich am Ursprung der *Brachialis internus* zu verzweigen. Außerdem giebt die *Profunda brachii* noch Zweige zum *Anconaeus longus* und *quintus* ab und spaltet sich dann in eine *A. collateralis media* und *radialis*, die mit dem hinter dem *Brachialis internus* verlaufenden Ast aus der *A. brachialis profunda* anastomosirt und einen Zweig mit dem *N. cutaneus brachii posterior* inferior zur Streckseite des Vorderarmes entsendet. Die *A. collateralis media* giebt einen längs des Innenrandes des *Anconaeus longus* an der hinteren Fläche des *Anconaeus internus* verlaufenden Zweig ab.

Etwas oberhalb der Mitte des Oberarmes entspringt an der medialen Seite der *A. brachialis* die *A. brachialis superficialis*. Sie kreuzt den *M. medianus* an seiner vorderen Fläche und läuft dann vor ihm längs des Innenrandes des *M. biceps* zur Ellenbogenbeuge schräg gekreuzt von der Aponeurose des *Biceps*. Sie nimmt dann als *A. radialis* ihren Weg längs des Innenrandes der *Brachioradialis*. Auf ihrem Verlaufe giebt sie Äste zum *M. biceps*, sowie eine *A. plicae cubiti superficialis* unter dem *Lacertus fibrosus* ab; die *A. radialis* entsendet dann eine *A. recurrens radialis*.

Links spaltet sich die *A. brachialis superficialis* unterhalb der Mitte des Oberarmes in zwei gleich starke Äste, die zusammen am Innenrand des *M. biceps* verlaufen. Nach dem Durchtritt unter dem *Lacertus fibrosus* verläuft der eine als *A. radialis* längs der Radialseite des Vorderarmes und entsendet eine *A. recurrens radialis*, während der andere über den Beugern, an denen er sich verzweigt, bis über die Mitte des Vorderarmes verläuft.

Der *N. medianus*, der zuerst vor der *A. brachialis* liegt, kreuzt sie direkt unter der Abgangsstelle der *A. brachialis superficialis* und kommt an die mediale Seite und etwas hinter die nach Abgabe der *Brachialis superficialis* als *A. brachialis profunda* erscheinende Fortsetzung der *A. brachialis* zu liegen. In dieser Lagebeziehung tritt der Nerv mit der *A. brachialis profunda* durchs *Foramen supracondyloideum* zur Ellenbogenbeuge.

Unterhalb der Mitte des Oberarmes giebt die *Brachialis profunda* in spitzem Winkel einen stärkeren Ast ab, der parallel mit ihr vor der das *Foramen supracondyl.* abschließenden Knochenspange verläuft, um sich in der Ellenbogenbeuge mit dem Stamm der *Brachialis*

profunda nach deren Durchtritt durchs Foramen wieder zu vereinigen. Dieser vor dem Foramen verlaufende Ast giebt zahlreiche Äste zum *M. brachialis internus*, sowie dicht vor seiner Vereinigung mit der *Brachialis profunda* einen hinter dem *Brachialis internus* lateralwärts verlaufenden Ast ab, der sich unter den Bänchen der Strecker in einen auf- und absteigenden Zweig theilt. Ersterer verzweigt sich am Ursprung des *Brachio-radialis* und anastomosirt mit der *A. collateralis radialis*, letzterer versorgt hauptsächlich den *M. extensor carpi radialis longus* und anastomosirt mit der *A. recurrens radialis*.

Vor dem Durchtritt durchs Foramen supracondyl. entsendet die *Brachialis profunda* eine *A. collateralis ulnaris inferior*, die sich am *Anconaeus internus* verzweigt und mit dem *N. ulnaris* hinter dem *Epicondylus medialis* verläuft.

Links verläuft die *A. brachialis profunda* vor dem Foramen supracondyl. und giebt etwas unterhalb der Mitte des Oberarmes einen ganz feinen Zweig ab, der an der lateralen Seite des *N. medianus* mit ihm abwärts verläuft und bis ins Foramen zu verfolgen ist, wo er mit einem feinen Zweig des aus der *Brachialis profunda* entspringenden Astes, der hinter dem *M. brachialis internus* verläuft, anastomosirt.

Die *A. collateralis ulnaris inferior* entspringt links etwas tiefer und verläuft vor dem *N. medianus* nach hinten zum *N. ulnaris*. Das Vorhandensein des Foramen supracondyloideum bedingt, wie wir an den vorgeführten Objekten gesehen haben, eine Variabilität im Verlauf der *A. brachialis profunda* in so fern, als dieses Gefäß bald durch, bald vor dem Foramen seinen Weg zur Ellenbogenbeuge nimmt. Als das Ursprüngliche haben wir wohl den Fall anzusehen, wo Arterie und Nerv zusammen durch das Foramen treten. Die dadurch bedingte Krümmung im Verlaufe der *Brachialis profunda* bietet dem Blutstrom weniger günstige Strömungsverhältnisse dar, als ein mehr gerader Verlauf, und wir sehen das Gefäß bestrebt seinen unzweckmäßigen, gekrümmten Verlauf mit einem mehr geraden vor dem Foramen zu vertauschen. Eingeleitet wird dieser Process der Verlagerung durch Ausbildung einer feinen Anastomose zwischen einem ober- und einem unterhalb des Foramens aus der *Brachialis profunda* entspringenden *Brachialis internus*-Aste, wie wir es bei dem zweiten Exemplar rechts sehen.

Durch stärkere Ausbildung dieser Anastomose kommt es zu einem Zustande, wie ihn das dritte Exemplar rechts darbietet. Es ist hier bereits ein starker vor dem Foramen verlaufender Ast vorhanden, so

dass man von einer Inselbildung reden könnte. Die günstigeren Strömungsverhältnisse, die der vordere Schenkel der Insel dem Blutstrome bietet, verhelfen ihm allmählich zu immer stärkerer Entwicklung unter gleichzeitiger Rückbildung des durch das Foramen gehenden Schenkels, der schließlich nur noch als feiner und dem N. medianus verlaufender Zweig vorhanden ist, wie wir es bei dem zweiten und dritten Exemplar links antreffen. Die A. brachialis profunda verläuft hier vor dem Foramen supracondyl., während der feine, mit dem N. medianus durch das Foramen gehende Zweig als Rest der ursprünglich gleichfalls durch das Foramen verlaufenden Strecke der A. brachialis profunda erscheint; auch er kann schwinden und so jede Spur eines einstmaligen Verlaufs der Arterie durchs Foramen verwischt sein.

Die vorgeführte Serie von Thatsachen liefert nur ein Zeugnis über das konservative Moment in den Lagerungsbeziehungen der Nerven zu Nachbartheilen und die große Variabilität in den Gefäßen, die in Folge der Ausbildung von Anastomosen erfolgt.

Die nun folgenden Formen zeigen im Verhalten der Hauptstämme eine große Übereinstimmung; auch ist ihnen allen das Fehlen eines Achselbogens, der sich bei den übrigen vorfand, gemeinsam.

Ateles arachnoides.

Die A. axillaris wird von der Medianusschlinge umfasst, sie entsendet zunächst an ihrer hinteren Seite einen Ramus subscapularis zum gleichnamigen Muskel und den oberen Partien der seitlichen Brustwand. An ihrer vorderen Seite entspringen proximal von der Medianusschlinge die A. thoracico-acromialis und A. thoracica longa aus gemeinschaftlichem Stamm. Nahe am Ende der Axillaris entspringen in gleicher Höhe, aber an verschiedenen Stellen des Umfanges, der Ast für die Artt. circumflexae humeri und die A. subscapularis, ersterer an der hinteren, letztere an der unteren Seite der Axillaris. Die A. subscapularis theilt sich in eine A. circumflexa scapulae und eine A. thoracico-dorsalis, die auch Zweige zum M. subscapularis, sowie an den M. serratus anticus major abgibt, da die A. thoracica longa nur schwach entwickelt ist.

Mit dem Austritt aus der Achselhöhle verläuft die Fortsetzung der Axillaris als A. brachialis¹ am Oberarme längs der medialen

¹ Als A. brachialis bezeichne ich die Fortsetzung der A. axillaris am Ober-

Seite des *M. coraco-brachialis*, dann des *M. biceps*. Sie hat dabei den *Anconaeus internus* hinter sich und tritt dann, dem *Biceps* folgend, auf die Vorderseite des *M. brachialis internus*. Der *N. medianus* liegt dabei etwas lateral und vor ihr.

Am Beginne der Oberarmarterie entspringen die beiden Äste der *A. profunda brachii*, die *A. collateralis radialis* und *medialis*, selbständig an der hinteren Seite der *Brachialis*. Zwischen beide lagert sich der *N. radialis* von hinten, der spiralg um den Humerus zur Außenseite desselben verläuft, begleitet von der *A. collateralis radialis*. Die *A. collateralis medialis* giebt zunächst Zweige zum *Anconaeus quintus* und *Latissimus dorsi* und geht dann nach Abgabe eines längs des Innenrandes des *Anconaeus longus* verlaufenden Zweiges zwischen *Anconaeus externus* und *internus* herab zum *Olecranon*. Zahlreiche kleinere Muskeläste entspringen aus der *A. brachialis* und gehen zum *M. brachialis* und *anconaeus internus*. Einer von ihnen ist stärker entwickelt und geht unterhalb der Insertion des *M. coracobrachialis* zum Ursprung des *Brachialis internus*.

Außerdem entspringen an der medialen Seite der *Brachialis* mehrere kleinere Äste, die zum Theil etwas nach abwärts verlaufend vor dem *N. medianus* zum *M. biceps* gehen; auch zum *Anconaeus internus* geben sie Zweige ab.

Eine *A. collateralis ulnaris inferior* geht am unteren Ende der *A. brachialis* ab und giebt Zweige zum *Brachialis* und *Anconaeus internus*.

Dicht über der Ellenbogenbeuge entspringt die *A. brachialis superficialis*, die vor dem *N. medianus*, ihn spitzwinklig kreuzend, zur Ellenbogenbeuge tritt, wo sie vom *Lacertus fibrosus* bedeckt ist. Sie verläuft dann als *A. radialis* an der Radialseite des Vorderarmes. Die *Brachialis superficialis* giebt kleine Zweige zum *Pronator teres*, sowie nach ihrer Kreuzung des *N. medianus*. lateral von ihm. Zweige zum *M. biceps* und *brachialis internus*.

Vom Anfange der *A. radialis* entspringt eine *A. recurrens radialis*, die sich an den Bäuchen der Strecken und dem *Brachialis internus* verzweigt und einen feinen Ast, der mit dem *Ramus superficialis* des *N. radialis* verläuft, entsendet.

arme bis zum Ursprung der *A. brachialis superficialis*. Nach Abgabe dieses Astes erscheint sie als *A. brachialis profunda*.

Ein junges Exemplar von *Ateles paniscus* (Fig. 4) bietet im Wesentlichen dieselben Zustände dar, wie wir sie soeben bei *Ateles arachnoides* geschildert haben.

Die *A. thoracico-acromialis* und *A. thoracica longa* entspringen auch hier von gemeinschaftlichem Stamm an der vorderen Seite der *A. axillaris*. Die *A. thoracica longa* ist schwach entwickelt und versorgt nur die oberen Zacken des *Serratus anticus*. Die *A. subscapularis* entspringt selbständig aus der *Axillaris* und giebt zunächst Zweige zum *M. subscapularis* und spaltet sich dann in ihre beiden Äste, eine *A. circumflexa scapulae* und eine *A. thoracico-dorsalis*; letztere versorgt auch noch die untersten Portionen des *Serratus*. Die *Artt. circumflexae humeri* entspringen von einem gemeinschaftlichen Stamm.

Aus der *A. brachialis* entspringt die *A. profunda brachii*, die zunächst Zweige zum *Anconaeus longus* und *quintus* abgiebt und sich dann in ihre beiden Endäste, eine *A. collateralis radialis* und *medialis* spaltet. Letztere ist die stärkere und entsendet auch noch einen längs des Innenrandes des *Anconaeus longus* verlaufenden, ansehnlichen Ast.

Die *A. brachialis superficialis* entspringt rechts an der Grenze des mittleren und unteren Drittels des Oberarmes aus der *A. brachialis*; links entspringt sie etwas tiefer, dicht über der Ellenbogenbeuge, wie bei *Ateles arachnoides*.

Ateles Geoffroyi.

Der Ast für die *Artt. circumflexae humeri* und die *A. subscapularis* entspringen in gleicher Höhe aus der *A. axillaris* am lateralen Rand des *M. subscapularis* dicht neben einander an der hinteren Seite der Arterie.

Während die *A. profunda brachii* rechts als kurzer einheitlicher Stamm aus der *A. brachialis* entspringt, entstehen ihre beiden Äste links selbständig, und zwar zuerst die *A. collateralis radialis*, die auch Zweige zum *M. coracobrachialis*, sowie einen starken, unter diesem Muskel lateralwärts verlaufenden Muskelast abgiebt, der sich am Ursprung der *Brachialis internus*, sowie zwischen den beiden Köpfen des *M. biceps* verzweigt. Die *A. collateralis media* entspringt etwas tiefer aus der *Brachialis* und giebt Zweige zum *Anconaeus quintus* und *longus*, sowie einen längs des Innenrandes dieses Muskels verlaufenden Zweig ab.

Auf ihrem weiteren Verlauf giebt die *A. brachialis* mehrere stärkere Muskeläste ab, die hinter dem *N. medianus* zum *M. biceps* und *brachialis internus* gehen. Außerdem entspringen an ihrer medialen Seite mehrere feine Ästchen, die zunächst etwas abwärts verlaufen und vor dem *N. medianus* zum *M. biceps* gehen; sie senden auch feine Zweige nach hinten zum *Anconaeus internus*.

In geringer Entfernung von der Ellenbogenbeuge entspringt an der medialen Seite der *Brachialis* die *A. brachialis superficialis*. Sie verläuft dann vor dem *N. medianus*, jedoch hinter der Endsehne des *Biceps* auf dem *Brachialis internus* zum Innenrand der *brachioradialen* Gruppe, längs dessen sie als *A. radialis* ihren Weg nimmt und eine *A. recurrens radialis* entsendet.

Bei dem abweichenden Verlauf der *A. brachialis superficialis* hinter der Endsehne des *Biceps* haben wir es offenbar mit einer Varietät zu thun, die wohl durch die Ausbildung und mächtige Entfaltung einer Anastomose zwischen einem zum *Brachialis internus* gehenden Aste der *Brachialis superficialis* und einem nahe am Ursprung der *A. recurrens radialis* zu eben demselben Muskel abgehenden Zweige entstanden ist. Die Anastomose wird dann zum Stamm, während der ursprünglich vor der Endsehne verlaufende Stamm der Arterie schwindet.

Mycetes seniculus.

Proximal von der die *A. axillaris* umfassenden Medianusschlinge entspringt aus der *Axillaris* ein gemeinschaftlicher Stamm für die *A. thoracico-acromialis* und *A. thoracica longa*, die hier jedoch nur schwach entwickelt ist. Am lateralen Rand des *M. subscapularis* geht ein gemeinschaftlicher Stamm für die *Artt. circumflexae humeri* und die *A. subscapularis* ab; letztere theilt sich in eine *A. circumflexa scapulae* und eine *A. thoracico-dorsalis*, die auch Zweige zum *M. subscapularis* und *serratus anticus major* abgiebt.

Auf ihrem Verlauf am Oberarme liegt die *A. brachialis* hinter dem *N. medianus* und lagert in ihrem unteren Abschnitt, dem *M. brachialis internus* an der medialen Seite anliegend, direkt auf der Vorderfläche des Humerus. Sie giebt in der Höhe der Insertion des *M. coracobrachialis* einen starken Muskelast ab, der sich an den beiden Köpfen des *Biceps* und dem Ursprung des *Brachialis internus* verzweigt: außerdem giebt sie noch mehrere kleinere Muskeläste zum *Brachialis* und *Anconaeus internus*.

Die *A. profunda brachii* entspringt am Beginne der Oberarmarterie und spaltet sich gleich in ihre beiden Endäste. eine *A. collateralis radialis* und *media*. Erstere giebt Zweige zum *Teres major* und *Anconaeus longus* ab und begleitet dann den *N. radialis* zur Außenseite des Humerus, letztere entsendet einen längs des Innenrandes des *Anconaeus longus* abwärts verlaufenden Ast, der sich an diesem Muskel und dem *Anconaeus internus* verzweigt. und verläuft dann zwischen *Anconaeus externus* und *internus* zum Olecranon herab.

An der Grenze des mittleren und unteren Drittels entspringt an der medialen Seite der *Brachialis* die *A. brachialis superficialis*. Sie läuft zunächst eine Strecke abwärts, der medialen Seite des *N. medianus* angelagert bis dahin, wo sie eine *A. collateralis ulnaris inferior* abgiebt, dann wendet sie sich nach vorn, kreuzt dabei den *N. medianus* an seiner Vorderfläche und tritt zur Ellenbogenbeuge, bedeckt vom *Lacertus fibrosus*. Am Vorderarme setzt sie sich dann als *A. radialis* längs des Innenrandes des *Supinator longus* fort. Unter dem *Lacertus fibrosus* entspringt eine *A. plicae cubiti superficialis* und am Beginne der *Radialis* eine *A. recurrens radialis*.

Lagothrix Humboldtii.

Die *A. axillaris* wird von der Medianusschlinge umfasst; proximal derselben entspringt ein gemeinschaftlicher Stamm für die *A. thoracico-acromialis* und *A. thoracica longa*. Dicht unterhalb derselben entspringt an der unteren Seite der *Axillaris* eine *A. subscapularis*, die zunächst eine kleine Strecke parallel derselben auf dem *M. subscapularis* bis zu seinem freien Rande verläuft und sich dann in eine *A. circumflexa scapulae* und eine *A. thoracico-dorsalis* theilt.

Die beiden Artt. *circumflexae humeri* entspringen gesondert aus der *Axillaris*, und zwar links in gleicher Höhe, während rechts die *A. circumflexa humeri anterior* etwas unterhalb der *Circumflexa posterior* entspringt. Die *A. circumflexa humeri anterior* verläuft unter dem *M. coracobrachialis* lateralwärts, giebt einen Zweig zum *Suleus intertubercularis* und dem langen *Bicepskopf* und durchbohrt dann die Sehne des *Pectoralis major*; sie theilt sich dann in einen auf- und abwärts gehenden Ast, die in der Furche zwischen *M. deltoides* und *pectoralis major* verlaufen, von der *Vena cephalica humeri* bedeckt.

Die *A. brachialis* verläuft am Oberarme hinter dem *N. medianus* und tritt in ihrem unteren Abschnitt auf die Vorderfläche des *Brachialis internus*. Gleich an ihrem Beginne entspringt von ihr eine *A. profunda brachii*, die sich in eine *A. collateralis radialis* und *medialis* spaltet; letztere entsendet einen längs des Innenrandes des *Anconaeus longus* verlaufenden Ast, der den *N. ulnaris* eine Strecke weit begleitet. In der Höhe der Insertion des *M. coracobrachialis* entspringt aus der *Brachialis* ein stärkerer Muskelast, der sich an den Köpfen des *Biceps* und dem Ursprung des *Brachialis internus* verzweigt, außerdem entspringen von ihr noch mehrere kleinere Muskeläste zum *Brachialis* und *Anconaeus internus*, sowie eine *A. collateralis ulnaris inferior* in gleicher Höhe mit der folgenden.

In der Mitte des unteren Drittels des Oberarmes entspringt an der Vorderseite der *A. brachialis* die *A. brachialis superficialis*, die den *N. medianus* spitzwinklig kreuzt und unter dem *Lacertus fibrosus* zum Innenrand der *brachioradialen* Gruppe tritt, längs dessen sie als *A. radialis* verläuft. Unter dem *Lacertus fibrosus* entspringt eine *A. plicae cubiti superficialis*, und am Beginne der *Radialis* eine *A. recurrens radialis*, die sich zwischen den Ursprüngen der Strecken und dem *Brachialis internus* verzweigt.

Zusammenfassung.

Zum Ausgangspunkt der Untersuchung über die Veränderungen, denen die Oberarmgefäße bei den einzelnen Abtheilungen der Primaten unterworfen sind, nahmen wir die *Areopithecii*. Wir sahen bei ihnen die *A. axillaris* sich bald nach ihrem Eintritt in die Achselhöhle in zwei gleich starke Äste theilen, eine *A. brachialis superficialis*, deren Benennung oben (pag. 3) motivirt ist, und eine *A. brachialis profunda*.

Es fragt sich nun, ob dieser Zustand der primitivste sei. Zu diesem Zwecke müsste die Untersuchung an anderen, tiefer stehenden Säugethierabtheilungen, speciell solchen mit einem Foramen supracondyloideum vorausgehen, an die man anknüpfen könnte. So weit ich mich durch Untersuchung von *Felis domestica*, *Lemur catta*, *Lemur macaco* und *Halmaturus Benettii* darüber orientiren konnte, entspringt die *Brachialis superficialis* bei ihnen etwas oberhalb der Mitte des Humerus über dem Foramen supracondyloideum. Es ist möglich, dass wir es bei der Wanderung des Ursprunges dieses

Gefäßes mit einem doppelten Process zu thun haben, einem Aufwärtsrücken von der Mitte des Humerus bis zur Achselhöhle, und einem Abwärtsrücken von der Achselhöhle bis zur Ellenbogenbeuge. Das Aufwärtsrücken kann bedingt sein durch die Aufgabe der fixirten Pronationsstellung und die Ausbildung einer freieren, bis zur vollkommenen Supination ausführbaren Beweglichkeit, sowie durch die allmählich sich vollziehende Drehung des Humerus, Faktoren, die eine Krümmung im Verlaufe des durch das Foramen gehenden Gefäßes unter gleichzeitiger Verlagerung desselben nach hinten bedingen. Das Abwärtsrücken des Ursprunges der *A. brachialis superficialis* wird verursacht durch den Schwund des Foramen supracondyloideum und die dadurch ermöglichte Verlagerung der *A. brachialis profunda* nach vorn.

In dem Wettstreit nun, wie er sich naturgemäß zwischen zwei nahe neben einander verlaufenden Gefäßen entwickelt, gewinnt das hintere Gefäß, die *A. brachialis profunda*, in dem Maße die Oberhand, als es mit seiner Verlagerung an die Vorderfläche des Oberarmes bessere lokale Beziehungen zu den Muskeln der Beugergruppe erlangt. Durch Ausbildung von Anastomosen im Verlauf beider Arterien findet eine Reduktion der *A. brachialis superficialis* in ihrem über der Anastomose liegenden Abschnitte statt (siehe den Befund bei dem zweiten Exemplar von *Cebus hypoleucos*), die zum vollständigen Schwund führt.

Die *A. brachialis superficialis* entspringt, wie bereits bemerkt, bei allen Hapaliden, mit Ausnahme von *Hapale rosalia*, von der *A. axillaris* gleich nach ihrem Eintritt in die Achselhöhle. Sie versorgt auf ihrem Verlaufe in der Achselhöhle vornehmlich die Muskulatur der Brustwand mit ihren Ästen. Diese sind die *A. thoracico-acromialis* und die *A. thoracica longa*. Beide entspringen zumeist getrennt dicht am Ursprung der *A. brachialis superficialis* in wechselnder Entfernung von einander. Ihre Ursprünge können sich einander nähern, so dass beide Arterien dann in gleicher Höhe aber an verschiedener Stelle der Circumferenz entspringen, oder es besteht ein kurzer gemeinschaftlicher Stamm für beide. Oft finden wir die beiden zuletzt angeführten Typen bei einem Exemplar an je einer Extremität vertreten, und zwar besteht dann gewöhnlich rechts ein kurzer gemeinschaftlicher Stamm.

Nyctipithecus vociferans stimmt im Ursprung der *Brachialis superficialis*, sowie in der Abgabe ihrer Äste in der Achselhöhle mit dem bei den Hapaliden angeführten Befunde überein, nur

mit dem Unterschiede, dass hier beiderseits für die *A. thoracico-acromialis* und *A. thoracica longa* ein gemeinschaftlicher Stamm besteht, der rechts etwas länger ist als links.

Dem hier angeführten Befund reiht sich das zweite Exemplar von *Cebus hypoleucos* an, in so fern auch bei ihm eine allerdings schwach entwickelte *A. brachialis superficialis* aus der *A. axillaris* kurz nach ihrem Eintritt in die Achselhöhle entspringt und eine *A. thoracico-acromialis* und *A. thoracica longa* abgibt. Bei den übrigen Cebiden entspringt die *A. brachialis superficialis* weiter abwärts, bei *Cebus capucinus* am Ende der Achselhöhle und beim dritten Exemplar von *Cebus hypoleucos* sogar erst oberhalb der Mitte des Oberarmes. Die *A. thoracico-acromialis* und *thoracica longa* entspringen dann oberhalb der *A. brachialis superficialis* aus der *A. axillaris*, und zwar von gemeinschaftlichem Stamm, nur bei dem dritten Exemplar von *Cebus hypoleucos*, bei dem, wie eben erwähnt, die *A. brachialis superficialis* am weitesten abwärts entspringt, entstehen beide Arterien links gesondert, jedoch in gleicher Höhe aus der *A. axillaris*.

Eine Sonderstellung unter den Hapaliden nimmt *Hapale rosalia* ein, indem die *A. brachialis superficialis* nicht wie bei den übrigen am Anfange der *A. axillaris* entspringt, sondern ganz am Ende derselben, und zwar rechts auf der Endsehne des *M. latissimus dorsi*, während links der Ursprung noch etwas tiefer erfolgt. Sie gleicht somit dem Verhalten, wie wir es bei einzelnen Cebiden kennen gelernt haben. Die *A. thoracico-acromialis* und *A. thoracica longa* entspringen wie bei diesen aus der *A. axillaris*, jedoch gesondert. Der *N. ulnaris* kreuzt die *A. axillaris*, da die Medianus-schlinge über derselben liegt, direkt über dem Abgange der *A. brachialis superficialis*. Es erhellt aus dieser Lagerungsbeziehung des Nerven zur *A. brachialis superficialis*, dass der tiefere Ursprung derselben aus der *A. axillaris* nicht durch stärkere Wachstumsenergie der letzteren bedingt sein kann, sondern auf der Ausbildung von Anastomosen beruhen muss, denn es müsste sonst die *A. brachialis superficialis* auf ihrem Verlaufe nach vorn und abwärts den *N. ulnaris*, der über der *A. axillaris* liegt, an seiner medialen und vorderen Seite kreuzen. Auch müssten ihr in diesem Falle ihre beiden Äste, die *A. thoracico-acromialis* und *thoracica longa* verbleiben, während sie hier aus der *A. axillaris* entstehen.

Bei der Darstellung des Befundes bei *Hapale rosalia* ging ich von der Annahme aus, der tiefere Ursprung der *A. brachialis super-*

ficialis sei eine sekundäre Erscheinung. Man könnte nun den Einwand erheben, ob nicht gerade der tiefere Ursprung das Primäre und der hohe, wie er sich bei den übrigen Hapaliden findet, das Sekundäre sei, hervorgerufen durch die Ausbildung feinsten Gefäße, die proximal aus der Axillaris entspringen. Es scheint mir jedoch die Annahme eines sekundären Aufwärtsrückens des Ursprunges der *A. brachialis superficialis* gerade bei den Formen ohne Foramen supracondyloideum durch nichts begründet, während die Annahme eines Abwärtsrückens wohl begreiflich erscheint, da ein längerer einheitlicher Stamm für die Blutversorgung der oberen Extremität entschieden günstiger ist als eine frühzeitige Spaltung derselben in zwei Stämme, die in Folge des größeren Gesamtquerschnittes eine Verlangsamung des Blutstromes zur Folge haben.

Der bei *Hapale rosalia* eingeleitete Process des Abwärtsrückens des Ursprunges der *A. brachialis superficialis* führt in seiner weiteren Ausbildung zu Zuständen, wie wir sie bei *Ateles*, *Mycetes* und *Lagothrix* antreffen. Die *A. brachialis superficialis* entspringt bei ihnen im Bereich des unteren Drittels des Oberarmes und ihre Ursprungsstellen schwanken innerhalb dieser Ausdehnung, ja es bestehen sogar auf beiden Seiten eines Individuums oft mehr oder weniger große Differenzen. Überall aber, selbst da, wo die *Brachialis superficialis* dicht über der Ellenbogenbeuge entspringt, kreuzt sie den *N. medianus* an dessen Vorderfläche.

Der *M. biceps* wird dann von feinen Ästen, die an der medialen Seite der *A. brachialis* entspringen und vor dem *N. medianus* verlaufen, versorgt, wie wir es bei *Ateles* sehen, oder aber es sind die hinter dem *N. medianus* zu den Beugemuskeln gehenden Äste stärker entwickelt. Von letzteren ist besonders ein etwas über der Mitte des Oberarmes, unterhalb der Insertion des *M. coracobrachialis* abgehender Ast mächtig ausgebildet und sehr konstant.

Wenden wir uns nun der Betrachtung des Verhaltens der *A. subscapularis* und der Artt. *circumflexae humeri* betreffs ihres Ursprunges und der Abgabe ihrer einzelnen Äste zu.

Die *A. subscapularis* entspringt mit dem Ast für beide Artt. *circumflexae humeri* bei allen Hapaliden, *Nyctipithecus* und einigen Cebiden von einem gemeinschaftlichen Stamm aus der *A. brachialis profunda*, oder falls die *A. brachialis superficialis*, wie es bei einigen der Fall ist, erst am Ausgang der Achselhöhle aus der *A. axillaris* entspringt, aus dieser am lateralen Rand des *M. subscapularis*. Der gemeinschaftliche Stamm variiert in seiner Länge bei den einzelnen

Exemplaren, und selbst bei einem und demselben Individuum ist er auf beiden Seiten oft verschieden lang. Am kürzesten ist er bei *Hapale rosalia* links, wo die Theilung in den Ast für die Artt. *circumflexae humeri* und die *A. subscapularis* fast direkt am Ursprunge des gemeinschaftlichen Stammes stattfindet. Wir werden so zu dem Zustande geführt, den wir bei dem zweiten Exemplar von *Cebus hypoleucos* und bei *Ateles* antreffen. Der Ast für die Artt. *circumflexae humeri* und die *A. subscapularis* entspringen hier selbständig, jedoch in gleicher Höhe an verschiedenen Stellen des Umfanges, dicht neben einander.

Durch geringe Verschiebung ihrer Ursprungsstellen in der Längsrichtung und stärkere Wachstumsenergie der zwischen denselben befindlichen Arterienstrecke entfernen sich die Arterien in ihrem Ursprunge von einander, und wir sehen so bei einem Exemplar von *Ateles* und bei *Lagothrix* zuerst die *A. subscapularis* aus der *Axillaris* entspringen und unterhalb ihrer den Ast für die Artt. *circumflexae humeri*.

Das Bestreben der einzelnen Äste, selbständig aus dem Hauptstamm zu entspringen, wie wir es so eben bei der *A. subscapularis* und dem Ast für die beiden Artt. *circumflexae humeri* gesehen haben, macht sich auch bei beiden letzteren geltend. Die *A. circumflexae humeri anterior* und *posterior* entspringen bei *Lagothrix* selbständig aus der *Axillaris*, und zwar links in gleicher Höhe, während rechts die *A. circumflexae humeri posterior* zuerst entspringt.

Der Endast der *A. subscapularis*, die *A. thoracico-dorsalis*, giebt bei *Hapale penicillata* und *Nyetipithecus vociferans* dicht an seinem Ursprung eine *A. profunda brachii* ab, die vor der Endsche des *Latissimus dorsi* in Begleitung des *N. radialis* zur hinteren Fläche des Humerus verläuft. Sie giebt auf ihrem Verlaufe Äste zum *Anconaeus quintus* und *longus*, sowie einen längs des Innenrandes des letzteren abwärts verlaufenden Ast ab, und endet dann als *A. collateralis media* zwischen *Anconaeus externus* und *internus*. Eine *A. collateralis radialis* giebt sie nicht ab, dieselbe entspringt, wie wir gleich sehen werden, aus der *A. circumflexa humeri posterior*.

Bei den übrigen Hapaliden, sowie bei den Cebiden entspringt dann die *A. profunda brachii* nicht mehr aus der *A. thoracico-dorsalis*, sondern direkt aus der *A. brachialis profunda* auf der Endsche des *Latissimus dorsi* oder auch etwas weiter abwärts. Diese Verlagerung des Ursprunges der *A. profunda brachii* haben wir uns wohl durch die Entwicklung und allmähliche Ausbildung einer Anastomose zwischen der *A. brachialis profunda* und der *Profunda brachii*

auf ihrem Verlauf vor der Endsehne des Latissimus zu Stande gekommen zu denken, die dann die Blutzufuhr ins Gebiet der Profunda bewerkstelligt. Als Rest der ursprünglich aus der A. thoracico-dorsalis entspringenden Profunda hat dann ein aus dieser Arterie entspringender kleiner Ast zu gelten, der vor der Sehne des Latissimus abwärts verläuft und die oberen Theile des Anconaeus longus und quintus versorgt. Diesen Ast finden wir noch bei dem zweiten Exemplar von *Cebus hypoleucos* und bei *Hapale jacchus* auf der rechten Seite, während links die A. profunda bei ihm noch aus der A. thoracico-dorsalis entspringt.

Die A. circumflexa humeri posterior ist bei allen Hapaliden, mit Ausnahme von *Hapale rosalia*, und bei *Nyctipithecus* stark entwickelt und giebt auf ihrem Verlauf um den Humerus an dessen Hinterfläche eine A. collateralis radialis ab, die längs der sich hier weiter nach oben erstreckenden Ursprungsgrenze des Anconaeus internus nach außen verläuft. Sie wird dabei vom Anconaeus externus bedeckt und kommt an der lateralen Seite, in der Mitte des Oberarmes zwischen ihm und dem Brachialis internus zusammen mit dem N. radialis zum Vorschein. Auf ihrem Verlaufe giebt sie Zweige zum Anconaeus externus und internus, sowie an den Brachialis internus ab, und begleitet dann den N. cutaneus brachii posterior inferior als feiner Ast bis zur Streckseite des Vorderarmes.

Hapale rosalia zeigt, wie im tieferen Ursprunge der A. brachialis superficialis, so auch im Ursprunge der A. collateralis radialis, einen weiter gebildeten Zustand, indem diese hier als Ast der A. profunda brachii erscheint, die, wie erwähnt, ihren Ursprung nun aus der A. brachialis profunda nimmt. Auch bei den Cebiden treffen wir diesen weiter gebildeten Zustand im Verhalten der A. collateralis radialis an, die bei allen als Ast der Profunda brachii erscheint. Bei ihnen erhalten wir auch Aufklärung über die Art des Zustandekommens dieser Umwandlung. Wir sehen nämlich bei dem zweiten Exemplar von *Cebus hypoleucos* die aus der A. circumflexa humeri posterior entspringende A. collateralis radialis, sofern wir sie hier noch so nennen dürfen, als feinen zur Außenseite gelangenden Ast noch erhalten, wo sie mit einem bereits als A. collateralis radialis erscheinenden Aste der A. profunda brachii anastomosirt. Aus dieser Anastomose erklärt sich also die Versorgung des peripheren Theiles der A. collateralis radialis aus der Profunda brachii, als deren Ast sie dann erscheint. Bei einem anderen Exemplar ist auch die Anastomose geschwunden und es besteht nur noch ein feiner Zweig aus

der *A. circumflexa humeri posterior*, der sich am *Anconaeus externus* und dem Ursprung des *Anconaeus internus* verzweigt.

Von den Wandlungen der *A. profunda brachii* in Betreff ihres Ursprunges und der Ausdehnung ihres Verbreitungsbezirkes kommt die Verlagerung des Ursprunges zuerst zu Stande. Wir sehen die *Profunda brachii* bei *Hapale albicollis* und *Jacchus* bereits aus der *A. brachialis profunda* entspringen, während die *A. collateralis radialis* noch von der *A. circumflexa humeri posterior* abgegeben wird. Erst nach erfolgtem Ursprunge aus einem Hauptstamme findet eine Ausdehnung des Verbreitungsbezirkes der *Profunda* statt, indem sie die Versorgung des peripheren Gebietes der aus der *Circumflexa posterior* entspringenden *A. collateralis radialis* übernimmt. Als Rest der letzteren besteht dann noch ein zum *Anconaeus externus* und *internus* gehender Muskelast.

Vergleichung.

Von den zahlreichen Varietäten der menschlichen Oberarmarterien kommen für uns nur diejenigen in Betracht, die mit thierischen Befunden direkt vergleichbar oder von ihnen abzuleiten sind. Letztere erscheinen in allen denkbaren Stadien und repräsentiren Zustände der verschiedenartigsten Ausbildung einzelner Gefäßbahnen.

Die in der Heidelberger Sammlung in großer Menge vorhandenen Arterienvarietäten der oberen Extremität, an denen bei vielen die für die Beurtheilung der großen Arterienstämme überaus wichtigen Nerven noch erhalten sind, boten für die Vergleichung ein direkt verwendbares Material, so dass ich von den in der Litteratur beschriebenen Varietäten absehen konnte, und dies um so eher, als bei den meisten von ihnen die für die Beurtheilung der einzelnen Gefäße allein maßgebenden Lageverhältnisse entweder nur mangelhaft oder gar nicht berücksichtigt sind. Ein großer Theil der in Betracht kommenden Präparate ist bereits von RUGE¹ beschrieben und bildlich dargestellt worden, so dass ich gegebenen Falls auf die in jener Arbeit befindlichen Abbildungen verweisen kann.

Der Übersicht halber theilen wir die hier in Betracht kommenden menschlichen Arterienvarietäten in folgende Gruppen ein:

- I. Die *A. brachialis superficialis* entspringt aus der *A. axillaris*, proximal der Medianusschlinge.

¹ G. RUGE, Beiträge zur Gefäßlehre des Menschen. Morphol. Jahrbuch. Bd. IX.

- II. Die *A. brachialis superficialis* entspringt in verschiedener Höhe aus der *A. brachialis* während ihres Verlaufes am Oberarme, ohne dass gleichzeitig ein *Processus supracondyloideus* vorhanden ist.
- III. Verhalten der einzelnen Äste der *A. axillaris* in Betreff ihres Ursprunges und der Ausdehnung ihres Verbreitungsbezirkes.

I.

Die *A. brachialis superficialis* (hohe *Radialis* der Autoren, Collateralstamm RUGE's) entspringt am Ende der *A. axillaris* proximal der Medianusschlinge und läuft vor dem *Nervus medianus*, dem Innenrand des *M. biceps* angelagert, zur Ellenbogenbeuge, schräg gekreuzt von der Aponeurose des *Biceps*, und setzt sich dann längs der Radialseite des Vorderarmes als *A. radialis* fort. Dicht an ihrem Ursprunge giebt sie meist einen stärkeren Ast zu den Pectoralmuskeln ab und versorgt dann auf ihrem Verlaufe am Oberarme den *M. biceps* mit reichlichen Ästen, von denen auch einzelne Zweige bisweilen zum *Brachialis internus* gelangen. Die *A. recurrens radialis* wird bald von ihr, bald von der *A. brachialis* abgegeben, doch giebt die *A. brachialis superficialis* in letzterem Falle nach ihrem Durchtritt unter dem *Lacertus fibrosus* einen Ast zur brachioradialen Gruppe. Durch Vermittelung eines der Zweige der *A. recurrens radialis* kommt es meist zur Entwicklung einer Anastomose zwischen den beiden Hauptstämmen in der Ellenbogenbeuge. Die *A. brachialis* liegt auf dem *M. brachialis internus* in normaler Lagebeziehung zum *N. medianus* und endet am Vorderarme als *Interossea-Ulnaris*.

Vergleichen wir die so eben beschriebene Varietätenform mit dem Befunde bei *Nyetipithecus* und den *Hapaliden* exkl. *Hapale rosalia*, so finden wir zwischen den als *Artt. brachialis superficialis* bezeichneten Gefäßen folgende Übereinstimmung:

- 1) im Entstehen aus der *A. axillaris*,
- 2) in der Lage des Gefäßes vor dem *Nervus medianus*,
- 3) in der Fortsetzung als *A. radialis* am Vorderarme,
- 4) in der Abgabe von Zweigen an die benachbarte Muskulatur.

Eine geringe Verschiedenheit der *Artt. brachialis superficialis* besteht nur in der Höhe ihres Ursprunges aus der *A. axillaris*, in so fern als bei den oben erwähnten Formen die *Brachialis superficialis* meist etwas höher entspringt und dann auch noch die *A.*

thoracico-acromialis und einen Ast zur seitlichen Brustwand abgibt. Doch bestehen auch bei ihnen geringe Schwankungen in der Höhe des Ursprunges, die sich vielleicht aus lokalen Wachstumsverschiedenheiten der betreffenden Abschnitte der A. axillaris erklären lassen, so dass in der geringen Differenz der Ursprungsstellen wohl kein Moment für die Begründung der Ungleichartigkeit der Brachialis superficialis zu erblicken ist.

Wir finden also zwischen dem bei dem Menschen als A. brachialis superficialis bezeichneten Gefäße und der Brachialis superficialis der oben erwähnten Formen eine typische Übereinstimmung, und da auch die A. brachialis in ihrer Lage zum N. medianus in der Abgabe der Äste am Oberarme und ihrem Verhalten am Vorderarme mit der A. brachialis profunda der Hapaliden übereinstimmt, so erscheint uns diese Varietätenform des Menschen als atavistische Einrichtung, als welche sie nothwendig der Vorläufer der normalen menschlichen Bildung ist.

Von dem so eben geschilderten atavistischen Befunde, wo zwei ganz selbständige Arterien aus der Achselhöhle zum Vorderarme gelangen, von denen die eine als Radialis, die andere als Interossea-Ulnaris endet, lassen sich zwei Reihen anderer Varietäten ableiten, von denen die eine mit der Rückbildung der A. brachialis superficialis abschließt und so zum normalen menschlichen Befunde führt, während bei der anderen die Brachialis superficialis zum alleinigen Gefäß des Oberarmes wird unter gleichzeitiger Rückbildung der tiefen Brachialis. Beide Processe werden eingeleitet durch die Entwicklung einer Anastomose in der Ellenbogenbeuge, die, wie oben erwähnt, hier zwischen den beiden Hauptstämmen meist besteht. Durch eine mächtigere Entfaltung dieser Anastomose zwischen der tiefen und oberflächlichen Brachialis wird letzterer ein Theil der Blutzufuhr zum Gebiet der Radialis abgenommen und sie in ihrem Verlauf am Oberarme reducirt und in einen gracilen Stamm umgewandelt (siehe RUGE pag. 373 Fig. 18). Von einer noch stärkeren Entfaltung der Anastomose in der Ellenbogenbeuge leitet sich das letzte Glied dieser Formenreihe ab: Die A. brachialis superficialis hat den Zusammenhang mit ihrem am Vorderarme gelegenen Abschnitt der A. radialis verloren. Letztere entspringt nun aus der A. brachialis in der Ellenbogenbeuge, während die rückgebildete A. brachialis superficialis in ihrem letzten Stadium als ein auf der Medianusschlinge gewissermaßen reitender Arterienzweig von variabler Verbreitung erscheint. In einem früheren Stadium der Rückbildung besteht sie als ein feines

aus der A. axillaris entspringendes Stämmchen, als ein Vas aberrans nach HALLER, das einen oberflächlichen Verlauf vor dem N. medianus längs des Innenrandes des M. biceps nimmt und diesen Muskel, sowie die Haut der Beugefläche versorgt.

Wir erklären somit die aus der Axillaris entspringenden Vasa aberrantia, sowie den auf der Medianusschlinge reitenden Arterienzweig als Reste einer rückgebildeten A. brachialis superficialis und nicht als die Anfangsglieder einer Formenreihe, die bei weiterer Ausbildung zur Überführung des Ursprunges der A. radialis aus der Axillaris führen sollen, wie sie RUGE beurtheilt hat, zumal da wir auch den physiologischen Grund nicht einsehen, aus dem ein collateral Längsstamm sich neben einer normalen A. brachialis ausbilden sollte. Der normale Ursprung der A. radialis des Menschen in der Ellenbogenbeuge ist nicht das Primäre, sondern erst später entstanden und durch die mächtige Entfaltung einer Anastomose zwischen den beiden Brachialis zu Stande gekommen.

Die zweite Formenreihe von Varietäten, die sich von dem Bestehen zweier in der Achselhöhle entspringender Arterien, die selbständig zum Vorderarme gelangen, ableiten lässt, verdankt ihre Entstehung gleichfalls der Ausbildung und stärkeren Entfaltung einer Anastomose in der Ellenbogenbeuge. Es übernimmt hier die A. brachialis superficialis durch die Anastomose die Blutzufuhr zum Gebiet der Arteriae ulnaris und interossea communis unter gleichzeitiger Rückbildung der A. brachialis, besonders in ihrem untersten Abschnitte, wo sie nach Abgabe der Äste für den Oberarm meist als feiner Zweig am Brachialis internus endet. Dieses Endstadium der Reihe hat RUGE pag. 373 Fig. 19 dargestellt; es zeigt uns die mächtig entwickelte A. brachialis superficialis als alleiniges Oberarmgefäß in ihrem Verlaufe vor dem N. medianus, die die Versorgung des ganzen Vorderarmes übernommen hat, während die reducirte Brachialis durch den gemeinsamen Stamm für die Äste der Achsel- und Oberarmarterie dargestellt wird.

II.

Eine zweite Varietätengruppe umfasst die Fälle vom Ursprung der A. brachialis superficialis (hohe Radialis, Collateralstamm RUGE's) aus der A. brachialis an irgend einer Stelle ihres Verlaufes am Oberarme. Am häufigsten erfolgt der Ursprung im oberen Dritttheil etwas über der Mitte des Oberarmes, und zwar meistens an der Vorderseite

der A. brachialis, seltener an der medialen Seite. Die Brachialis superficialis kreuzt den N. medianus spitzwinklig und läuft dann vor ihm, dem Innenrand des M. biceps folgend, zur Ellenbogenbeuge, wo sie unter dem Lacertus fibrosus des Biceps zum Vorderarme tritt, längs dessen Radialseite sie als A. radialis ihren Weg nimmt. Sie giebt auf ihrem Verlaufe am Oberarme Äste zum Biceps und auch bisweilen zum Brachialis internus: bei einem medialen Ursprunge aus der Brachialis gehen von ihr auch häufig noch mediale Zweige rückwärts zum Anconaeus internus. Die A. recurrens radialis wird bald von ihr, bald von der A. brachialis abgegeben und findet sich bisweilen auch hier durch ihre, oder eines anderen zur brachio-radialen Gruppe gehenden Muskelastes eine Anastomose zwischen den beiden Brachialis in der Ellenbogenbeuge.

Die A. brachialis hat ihre normale Lage auf dem Brachialis internus, ohne dass gleichzeitig ein ihren Verlauf beeinflussender Processus supracondyloideus vorhanden wäre und theilt sich in eine A. ulnaris und interossea. Es stimmt also die hier als Varietät beschriebene Brachialis superficialis des Menschen mit der bei *Hapale rosalia*, *Ateles*, *Mycetes* und *Lagothrix* regelmäßig vorkommenden Brachialis superficialis im Verlaufe des Gefäßes vor dem N. medianus, in der Versorgung der benachbarten Muskulatur und in der Fortsetzung als A. radialis überein und ist daher beim Menschen als atavistische, mithin als alte und fundamentale Einrichtung zu betrachten.

In der Höhe des Ursprunges der Brachialis superficialis am Oberarme walten auch bei den einzelnen Affenarten große Verschiedenheiten, ja es bestehen sogar oft bei einem Individuum auf beiden Seiten mehr oder weniger große Differenzen, so dass die Höhe des Ursprunges der Brachialis superficialis bei der Beurtheilung dieses Gefäßes von untergeordneter Bedeutung ist und eine Sonderung der Varietäten nach ihrer Ursprungshöhe ziemlich willkürlich erscheint.

Durch die Ausbildung und mächtige Entfaltung einer Anastomose in der Ellenbogenbeuge kann es zu einem ähnlichen Processe der Rückbildung oder stärkeren Entwicklung der Brachialis superficialis kommen, wie wir es im vorigen Abschnitte bei der aus der Axillaris entspringenden Brachialis superficialis gesehen haben. Bei der Rückbildung dieses Gefäßes am Oberarme bleibt dann gewöhnlich sein Anfang noch bestehen und stellt eine Art. bicipitalis dar, welche vor dem N. medianus zu diesem Muskel verläuft.

Wir sehen somit die vor dem N. medianus zum Biceps ver-

laufenden Muskeläste als Reste einer ursprünglich am Oberarme entspringenden *A. brachialis superficialis* an, und aus der Häufigkeit des Ursprunges dieser Arterie, etwas über der Mitte des Oberarmes beim Menschen, erklärt sich, warum normalerweise bei ihm ein stärkerer, vor dem *N. medianus* in der Mitte des Oberarmes verlaufender Bicepsast, wie ihn GEGENBAUR in seinem Lehrbuche der Anatomie unter den Ästen der *Brachialis* beschreibt, sehr konstant ist.

Bei der Persistenz und mächtigen Entwicklung der *Brachialis superficialis* nach einer stärkeren Entfaltung der Cubitalanastomose findet eine Rückbildung der *A. brachialis* über der Anastomose bis zur Abgangsstelle der *A. brachialis superficialis* statt. Die *Brachialis* besteht dann von der Abgangsstelle an noch als ein zarter Gefäßstamm, der die normale Lagebeziehung zum *N. medianus* einhält und mit einem feinen Ast am *Brachialis internus* endet. Es ist dies die Varietätenform, bei der eine Anfangs hinter dem *N. medianus* gelagerte *A. brachialis* auf ihrem Verlaufe am Oberarme vor den Nerven zu liegen kommt und sich dann in eine *A. radialis* und *ulnaris* theilt. Die vor dem Nerven verlaufende Strecke der *Brachialis* ist eine persistirende und stärker entwickelte *Brachialis superficialis*, die nach Ausbildung der Cubitalanastomose die Versorgung der *A. ulnaris* und *interossea* übernommen hat, indessen die eigentliche *Brachialis* dem erwähnten Rückbildungsprocesse unterworfen war.

Die Varietäten, bei denen sich noch ein *Processus supracondyloideus* vorfindet, der den Verlauf der *A. brachialis* beeinflusst, gehören einem anderen Typus an, den wir hier außer Acht lassen, da bei den von uns untersuchten Formen nur eine, nämlich *Cebus*, im Besitze eines *Foramen supracondyloideum* war. Es entsprang jedoch bei *Cebus* die *Brachialis superficialis* bei drei Exemplaren in der Achselhöhle und nur bei einem vierten Exemplar etwas oberhalb der Mitte des Oberarmes, so dass ein Ursprung der *Brachialis superficialis* bei noch vorhandenem *Processus supracondyloideus* nicht unbedingt in der Mitte des Oberarmes, wie es RUGE für seinen, mit einem *Processus supracondyloideus* zugleich auftretenden Collateralstamm annahm, stattfinden muss, sondern auch noch höher oben in der Achselhöhle erfolgen kann, und in der That findet sich auch beim Menschen ein so hoher Ursprung der *Brachialis superficialis* bei noch vorhandenem *Processus supracondyloideus* vor (GRUBER, Anatomische Abhandlungen. 1852).

III.

Die Vereinigung der beiden Artt. circumflexae humeri an ihrem Ursprunge zu einem gemeinschaftlichen Stamme, sowie die Verschmelzung des letzteren mit der A. subscapularis, Varietäten, die wir häufig beim Menschen zu beobachten Gelegenheit haben, erscheinen bei fast allen den von mir untersuchten Affen der neuen Welt als die Regel und sind daher beim Menschen als atavistische Einrichtungen zu betrachten. Das büschelförmige Ausstrahlen der einzelnen Äste von einem gemeinschaftlichen Stamme ist der primitive Zustand, und erst bei den größeren Formen macht sich eine Trennung der einzelnen Äste, die nunmehr selbständig aus dem Hauptstamme entspringen, geltend.

Auch die Ausdehnung der Schulterarterien auf den Oberarm, die wir bei einzelnen Affen als Norm sahen, findet sich beim Menschen als Varietät wieder, indem die A. collateralis radialis bisweilen aus der A. circumflexa humeri posterior entspringt. Von diesem atavistischen Befunde eines Ursprunges der Collateralis radialis aus der Circumflexa humeri posterior lässt sich eine Varietätenform ableiten, bei der die letztere mit der A. profunda brachii am Ursprunge verbunden, unterhalb der Insertionsstelle des M. teres major um den Humerus verläuft. Eingeleitet wird diese Varietät durch die Entwicklung einer Anastomose zwischen dem Anfangstheile der Profunda brachii und der aus Circumflexa humeri posterior entspringenden A. collateralis radialis, wie ich sie an verschiedenen Präparaten zu beobachten Gelegenheit hatte. Bei einer mächtigen Ausbildung dieser Anastomose unter gleichzeitiger Erweiterung des Anfangstheiles der Profunda erfolgt nun durch sie die Blutzufuhr zum Gebiet der Collateralis radialis und auch aufwärts zum M. deltoides. Der in der Lücke zwischen Humerus, M. teres minor, major und Anconaeus longus durchtretende Stamm der eigentlichen Circumflexa humeri posterior ist dann rückgebildet und besteht schließlich nur noch als feines Ästchen, das rückwärts durch die Lücke tritt und an einem der Mm. anconaei endet, da die Versorgung des Deltamuskels nunmehr von einer aus der A. profunda brachii entspringenden Circumflexa humeri posterior übernommen worden ist.

Die in der Litteratur verzeichneten Fälle, bei denen die A. profunda brachii und die A. collateralis ulnaris superior als Äste eines dicken Stammes erscheinen, der außerdem die A. subscapularis und die Artt. circumflexa humeri abgibt, sind diesem Abschnitte nur mit

Vorsicht beizuzählen, da sie wohl meist der unter I beschriebenen zweiten Formenreihe angehören, indem der dicke Stamm nichts Anderes als die in ihren Ästen noch erhaltene normale *A. brachialis* ist, während das vorhandene einheitliche Hauptgefäß des Oberarmes eine *A. brachialis superficialis* darstellt. Wenn aber RUGE (pag. 374) sagt: Selbst wenn uns durch Nichterhaltensein des Medianus, welcher nunmehr hinter dem Hauptgefäße des Oberarmes lagert, ein Hauptmoment für die Beurtheilung verloren ginge, so dürften wir aus der Existenz des gemeinsamen, in der Achselhöhle entstehenden Gefäßes für alle Zweige der Achselhöhle und des Oberarmes auf die hier besprochene Varietät zurückschließen, so geht er meiner Meinung nach zu weit, wenn er glaubt, des Nervus medianus bei der Beurtheilung der Brachialis entbehren zu können und das Entsenden der normalen Äste für ausreichend zur Erkennung hält. Denn der Befund bei den Hapaliden, wo die *A. profunda brachii*, die hier fast ausschließlich die Muskeln der Streckseite versorgt, ein Ast der gemeinsam mit der *A. circumflexa humeri* entspringenden *A. subscapularis* ist, weist doch immerhin auf die Möglichkeit hin, dass diese Varietätenform eines gemeinsamen, in der Achselhöhle entstehenden Gefäßes für alle Zweige der Achselhöhle und des Oberarmes auch bei dem Bestehen einer normalen Brachialis möglich ist.

Maßgebend für die Beurtheilung dieser Varietät bleibt deshalb einzig und allein das Verhalten des Hauptgefäßes des Oberarmes zum Nervus medianus.

Viele der in den letzten Abschnitten vorgeführten menschlichen Arterienvarietäten konnten wir wegen ihrer vollen Übereinstimmung mit thierischen Befunden direkt als atavistische Erscheinungen erklären. Maßgebend für die Beurtheilung der einzelnen Gefäße waren uns dabei vor Allem ihre Lagebeziehungen zu den Nachbartheilen, speciell das Verhalten der großen Gefäßstämme zum Nervus medianus, während die Abgabe der einzelnen Äste erst in zweiter Linie in Betracht kam. Von diesen atavistischen Befunden ließ sich eine große Anzahl anderer Varietäten aus der Entwicklung und allmählichen Ausbildung von Anastomosen ableiten und kam für die Varietäten der großen Arterienstämme des Oberarmes besonders die Ausbildung der Cubitalanastomose in Betracht, deren mächtige Entfaltung schließlich auch zum normalen Ursprunge der *A. radialis* in der Ellenbogenbeuge führt.

Ich möchte die Arbeit nicht abschließen, ohne auf zwei Erscheinungen hingewiesen zu haben, die bei der Beurtheilung der Varietäten

als atavistischer Erscheinungen mir von Bedeutung zu sein scheinen. Es ist dies erstens das gleichzeitige Auftreten von Varietäten der Schulterarterien mit Variationen der großen Gefäßstämme, so dass es fast zu einer vollständigen Wiederholung des Thiertypus kommen kann, wie ich es an vielen Präparaten konstatiren konnte. Ein zweiter Punkt betrifft das häufige gleichzeitige Auftreten von Einrichtungen, die wir bei den meisten Affen als Regel finden; es ist dies der Achselbogen und das Vorkommen eines Fascikels, das sich von der Endsehne des Latissimus dorsi zum Anconaeus longus erstreckt und in dem ich den Rest eines bei allen Affen vorkommenden Muskels, den ich Anconaeus quintus nennen möchte, erblicke.

Zum Schlusse ist es mir eine angenehme Pflicht, meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Geh. Rath Prof. GEGENBAUR, in dessen Laboratorium die Arbeit angefertigt wurde, für die freundliche Überlassung des Materials und die vielfachen Anregungen meinen herzlichen Dank auszusprechen.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel I.

<i>A</i> Art. axillaris,	<i>cl.u.i</i> Art. collateralis ulnaris inferior.
<i>Br.s</i> Art. brachialis superficialis,	<i>r.r</i> - recurrens radialis,
<i>Br.pr</i> Art. brachialis profunda,	<i>Pect.mj</i> M. pectoralis major,
<i>Br</i> Art. brachialis,	<i>Pect.m</i> - pectoralis minor,
<i>R</i> Art. radialis,	<i>L.d</i> - latissimus dorsi,
<i>M</i> Nervus medianus,	<i>T.m</i> - teres major,
<i>U</i> Nervus ulnaris,	<i>Ab</i> Achselbogen,
<i>F.s</i> Foramen supracondyloideum,	<i>Bie</i> M. biceps brachii,
<i>th.a</i> Art. thoracico-acromialis,	<i>C.br</i> - coraco-brachialis,
<i>th.l</i> - thoracica-longa,	<i>Br.int</i> M. brachialis internus,
<i>s.sc</i> - subscapularis,	<i>A.qu</i> - anconaeus quintus,
<i>th.d</i> - thoracico-dorsalis,	<i>A.l</i> - anconaeus longus,
<i>c.sc</i> - circumflexa scapulae,	<i>A.int</i> - anconaeus internus,
<i>c.h.a</i> - circumflexa humeri anterior,	<i>P.t</i> - pronator teres,
<i>c.h.p</i> - circumflexa humeri posterior,	<i>Br.r</i> - brachio-radialis,
<i>pr.br</i> - profunda brachii,	<i>L.f</i> Lacertus fibrosus.
<i>cl.m</i> - collateralis media,	

Zur Entwicklung des Handskelettes des Krokodils.

Von

Willy Kükenthal,

Jena.

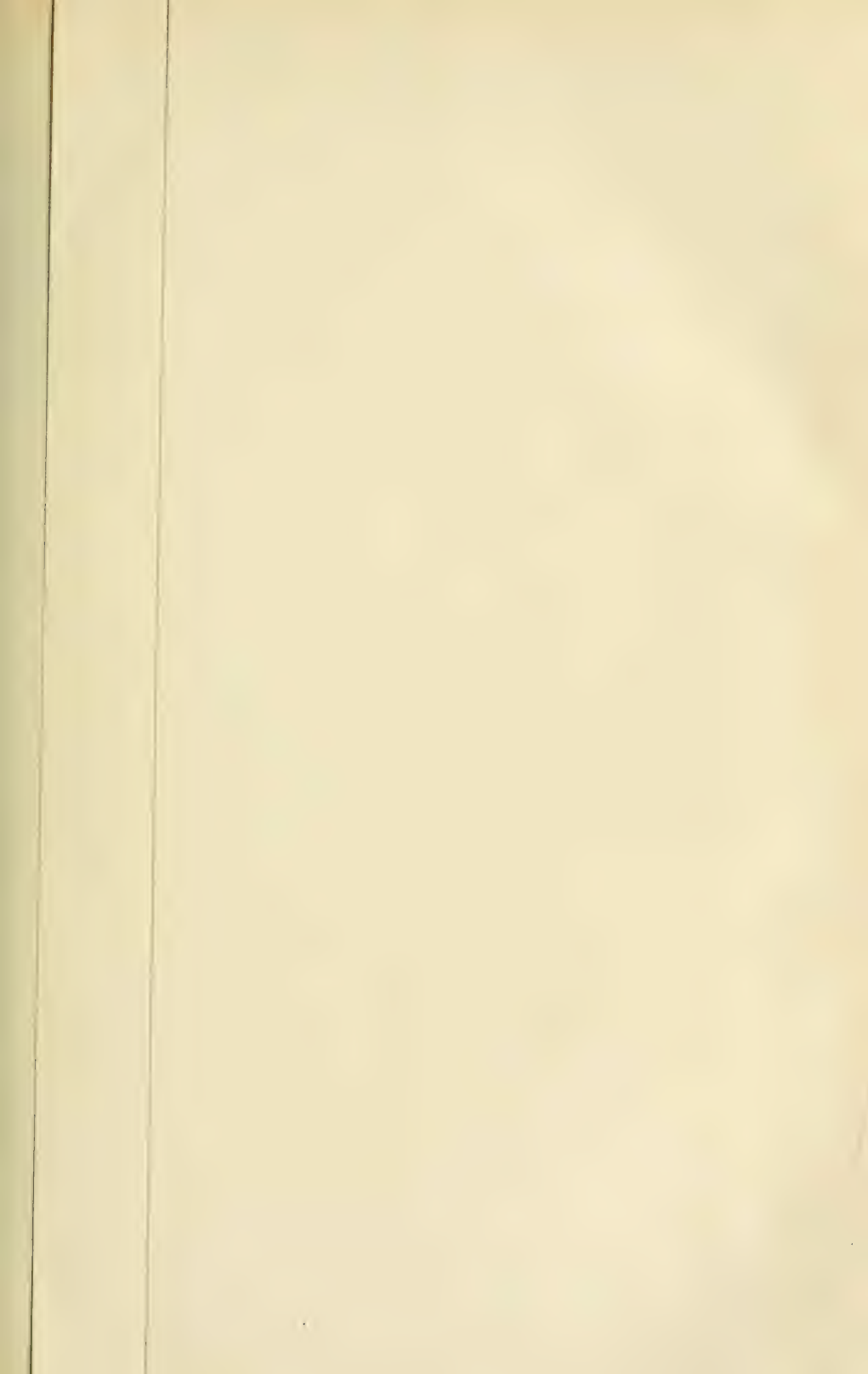
Mit Tafel II.

Gelegentlich des Versuches, einen Einblick in die Stammesgeschichte der Reptilien zu erlangen, entstand vorliegende kleine Arbeit. Direkte Veranlassung dazu gab mir eine Serie von jungen Krokodilen, welche mir von Herrn Professor HAECKEL in dankenswerther Weise zur Verfügung gestellt wurde. Die Serie bestand aus 51 gut konservirten Exemplaren von *Crocodylus biporcatus* verschiedener Größe von 4—17 cm Länge (von der Schnauzenspitze über den Rücken bis zur Höhe des Afters gemessen). Die Hände wurden in Flächenschnitte zerlegt und nach vorausgegangener Kernfärbung mit Boraxkarmin mit einer schwachen Lösung von Pikrinsäure und absolutem Alkohol in Terpentinöl behandelt, wodurch auch die ersten Anlagen von Knorpel recht gut sichtbar gemacht wurden.

1. Bau und Entwicklung des Carpus.

Der Krokodilcarpus ist bekanntlich sehr abweichend von dem der anderen Reptilien gebaut. WIEDERSHEIM¹ schreibt von ihm: »Der Carpus der Crocodilier nimmt eine ganz isolirte Stellung ein, so dass er sich auf denjenigen der Urodelen, Chelonier und Lacer-tilier nicht direkt zurückführen lässt.« Eine genaue Beschreibung

¹ WIEDERSHEIM, Lehrbuch der vergleichenden Anatomie der Wirbelthiere. Jena 1886. pag. 214.



seines Baues verdanken wir GEGENBAUR¹, dessen Angaben wir zunächst folgen wollen. GEGENBAUR fand sechs diskrete Carpalstücke auf, die folgendermaßen gelagert sind. Dem Radius wie der Ulna sitzen zwei längere, in der Mitte eingeschnürte Knochen auf, der letztere etwas kleiner als der erstere, die als Radiale und Ulnare aufzufassen sind. Das Intermedium fehlt vollkommen, es soll in dem Ulnare enthalten sein.

Distalwärts davon liegen drei weitere Carpalstücke, dem Radiale anliegend ein breites als Centrale bezeichnetes, auf der ulnaren Seite ein großes, welches die Metacarpalia des dritten, vierten und fünften Fingers trägt, und ferner ein drittes, von GEGENBAUR entdecktes kleines Stück, welches unter dem Metacarpale des zweiten Fingers liegt und außerdem durch eine dünne Lamelle mit dem Metacarpale des ersten Fingers verbunden ist. Ein sechstes Carpalstück ist das zwischen Ulna und Ulnare auf dem Außenrand des ersteren eingelagerte Pisiforme. Dieser Beschreibung ist nichts hinzuzufügen, wohl aber haben spätere Autoren ein paar Carpalstücke anders zu deuten versucht. So bestätigen HOFFMANN's² Untersuchungen, wie sie neuerdings in BRONN's Klassen und Ordnungen des Thierreichs von ihm zusammengefasst worden sind, die Angaben GEGENBAUR's durchaus und weichen bezüglich der Deutung nur in einem Punkte ab, indem das unter dem zweiten Metacarpale liegende Carpalstück, welches GEGENBAUR als das Verschmelzungsprodukt von Carpale distale 1 und 2 auffasst, von HOFFMANN als Carpale 2 gedeutet wird, während das Carpale distale 1 mit dem Metacarpale, verschmolzen und noch theilweise mit dem Carpale distale₂ verbunden sein soll. Eine andere Vermuthung spricht WIEDERSHEIM aus³. »Weitere Untersuchungen müssen lehren, ob in dem Centrale noch ein Carpale 1 enthalten ist. In diesem Falle würde dann das von mir mit 1 und 2 bezeichnete Stück der distalen Carpalreihe nur einem Carpale 2 entsprechen.« Widerspruchslos fest steht nur die Deutung des Radiale, Ulnare, Pisiforme und des distalen Carpalstückes der ulnaren Seite, welches entstanden zu denken ist aus einer Verschmelzung der distalen Carpalien 3, 4 und 5. Volle Klarheit kann erst eine entwicklungsgeschichtliche Untersuchung bringen, die bis jetzt noch

¹ GEGENBAUR, Untersuchungen zur vergleichenden Anatomie der Wirbelthiere. 1. Carpus und Tarsus. Leipzig 1864.

² Reptilien von C. K. HOFFMANN. BRONN's Klassen und Ordnungen des Thierreichs. 1890. pag. 529 u. f.

³ l. c. pag. 214. Anmerkung.

aussteht. Nur von BAUR¹ liegt eine, allerdings etwas dürftige Notiz vor über den Carpus eines Embryo von *Crocodylus palustris*, in welcher er acht solcher Carpalelemente angiebt, das Radiale (+ i), Ulnare, Pisiforme und statt des distalen ulnaren Carpalstückes drei gesonderte Carpalien. Das Carpale distale₁ ist seiner Ansicht nach vollkommen verschwunden, da das Metacarpale 1 direkt mit dem Centrale artikuliert. Eine Spur des Intermediums findet er nicht vor und behauptet, dass es sich embryologisch nicht nachweisen lässt, ob es verschwunden oder, wie ihm wahrscheinlich sei, mit dem Ulnare verwachsen ist.

Zu der Darstellung meiner eigenen Beobachtungen übergehend, möchte ich betonen, dass es mir nur auf die rein morphologischen Verhältnisse ankommt, und histologische Details nicht berücksichtigt worden sind.

Der jüngste zur Untersuchung verwandte Embryo (4 cm lang) zeigt Folgendes: Der Carpus ist noch nicht durchweg knorpelig differenziert, speciell das breite, dem Radiale aufliegende, als Centrale bezeichnete Carpalstück ist noch eine einheitliche bindegewebige Masse, in der erst Spuren von Knorpel an drei Stellen wahrzunehmen sind. Das Metacarpale des zweiten Fingers wird von einem eigenen Carpale distale 2 getragen, welches durchaus isoliert ist und in keinerlei Zusammenhänge mit dem Metacarpale des ersten Fingers steht. Ebenfalls vollkommen isoliert ist ein das Metacarpale des dritten Fingers tragendes Element, welches als Carpale distale 3 zu bezeichnen ist. Ein weiteres größeres Carpalstück trägt das Metacarpale 4 und auch das Metacarpale des fünften Fingers hat sein eigenes Carpalstück in einem kleinen Carpale distale 5, welches dem Carpale distale 4 anliegt, aber vollständig von ihm getrennt ist. Es liegt mit den übrigen Carpalstücken nicht vollkommen in einer Ebene, sondern ist nach der palmaren Seite zugewandt, so dass auf Flächenschnitten erst ausschließlich das Carpale distale 4, dann Carpale distale 4 und 5 und zuletzt nur noch Carpale distale 4 erscheint. Von einer beginnenden Verschmelzung beider Carpalien ist in diesem Stadium nichts zu bemerken. Noch ist zu erwähnen, dass auch das Pisiforme bereits in typischer Lagerung vorhanden ist, ebenfalls etwas nach der palmaren Seite zu liegend. Sehr interessant sind die Größenverhältnisse der einzelnen Carpalelemente; die im erwachsenen Zustande so scharf hervortretenden Differenzen sind hier noch nicht

¹ BAUR, Zur Morphologie des Carpus und Tarsus der Reptilien. Zoolog. Anzeiger. Nr. 208. 1885.

vorhanden. Radiale und Ulnare sind fast eben so lang wie breit, in der Mitte bereits etwas eingeschnürt und nur wenig größer als das Carpale distale 4.

Bezeichnen wir das bisher als Centrale gedeutete, in diesem Stadium noch nicht knorpelig differenzierte Carpalelement mit x , so erhalten wir folgende Formel für den Carpus unseres Embryo:

$$\begin{array}{ccccc}
 R. & & U. & & \\
 | & & | & & \\
 r & & u & & p^i \\
 (x) & c_2 & c_3 & c_4 & c_5. \\
 | & | & | & | & | \\
 m_1 & m_2 & m_3 & m_4 & m_5.
 \end{array}$$

Schon auf einem der nächsten Stadien werden wir über die Natur des als x bezeichneten Carpaltheiles belehrt. Dieses Element hat eine ganz eigenthümliche Form (siehe Fig. 1), ganz anders als im entwickelten Zustande, und besteht aus drei distinct von einander angelegten Knorpelcentren, die in vorliegendem Falle deutlich von einander abgegrenzt sind. An der radialen Seite liegt ein fast viereckiges Stück, welches das Metacarpale 1 trägt, es wird von mir als Carpale distale 1 gedeutet. Sehr distinct erscheint auch das innen gelegene Element, welches sich etwas zwischen Radiale und Ulnare einschiebt und in einer scharfen Ecke zwischen Carpale distale 2 und 3 ausläuft. Radialwärts von diesem, durch eine schmale Brücke mit ihm verbunden, liegt das dritte Knorpelcentrum, ebenfalls eine scharfe Ecke zwischen Carpale distale 2 und Metacarpale 1 entsendend. Es kann nur als ursprüngliches Centrale gedeutet werden, während das am meisten nach innen gelegene Knorpelcentrum entweder die ursprüngliche Anlage des Intermediums oder aber ein weiteres Centrale darstellt. In letzterem Falle würde dann vielleicht als Intermedium ein in Fig. 1 mit y bezeichneter Theil des Radiale anzusprechen sein, welcher zwischen Ulna und Radius liegt und durch eine Schicht enger an einander liegender Zellen von dem übrigen Theile des Radiale getrennt ist. Es ist mir indessen nicht gelungen, diesen Punkt völlig klar zu stellen, und ich habe daher in den Abbildungen dem fraglichen Carpalelement die vorläufige Bezeichnung des Intermediums (i) gegeben. An Stelle des späteren einheitlichen, als Centrale gedeuteten Carpalelementes finde ich also in diesem frühen Stadium drei noch deutlich von einander zu unterscheidende Carpalthteile, die nach meiner Auffassung dem Intermedium (oder erstem Centrale), dem Centrale und dem Carpale distale 1

entsprechen. Die Verschmelzung dieser drei Anlagen zu dem späteren einheitlichen Carpalstück erfolgt sehr frühzeitig und ist schon in wenig größeren Stadien vollzogen. Beinahe gleichzeitig mit dieser Verschmelzung erfolgt eine andere, indem das Carpale distale 4 und 5 zu der Bildung eines Hamatums zusammentreten. Den Beginn dieses Processes sehen wir in Fig. 2, er vollzieht sich sehr schnell und die nächst größeren Embryonen zeigen bereits ein vollständig ausgebildetes Hamatum. Von den übrigen Carpaltheilen ist in diesen jungen Stadien zu bemerken, dass das Carpale distale 2 ausschließlich das Metacarpale 2 trägt und in keinerlei Beziehung zum Metacarpale des ersten Fingers steht, sondern durch einen breiten Zwischenraum von ihm getrennt ist.

Die Formel für den embryonalen Krokodilcarpus lautet also, wenn wir für x die gefundenen Werthe einsetzen und das ursprüngliche Centrale mit C bezeichnen:

$$\begin{array}{ccccccccc}
 R & & & & U & & & & \\
 | & & & & | & & & & \\
 r & & & & u & & & & pi \\
 & & & & i \text{ (oder } C_1) & & & & \\
 & & & + & & & & & \\
 & & C & & & & & & \\
 & + & & & & & & & \\
 (c_1 & & c_2 & & c_3 & & c_4 & & c_5 \\
 | & & | & & | & & | & & | \\
 m_1 & & m_2 & & m_3 & & m_4 & & m_5
 \end{array}$$

und die ersten Veränderungen sind also Verschmelzung von c , C und c_1 sowie c_4 und c_5 zu einem Hamatum.

Die nächsten Veränderungen bestehen in einer immer engeren Angliederung des Carpale distale 3 an das Hamatum (Fig. 3) in einem Ausgleichen der Vorsprünge von x und Hand in Hand damit einem Zurückbleiben desselben im proximo-distalen Wachsthum, und in einer Annäherung des Metacarpale 1 an das Carpale distale 2. Die Größendifferenz zwischen den einzelnen Carpaltheilen wird durch das Längenwachsthum von Radiale und Ulnare immer beträchtlicher. Eine recht auffällige Größe zeigt auch das etwas nach der Palmarseite zu lagernde Pisiforme.

Die weiteren Veränderungen, welche der Krokodilcarpus bis zu seiner völligen Ausbildung zu durchlaufen hat, sind gegeben. Es tritt eine allmähliche Verschmelzung des Carpale distale 3 mit dem Hamatum ein, und ferner dringt das Metacarpale 1, gleichzeitig mit einem immer deutlicher werdenden Zurückbleiben des Carpalelementes x im proximal-distalen Wachsthum, immer tiefer in den Carpus

ein, sich mit einem breiten Fortsatz dem distalen Carpale 2 mehr und mehr nähernd. In den größten mir zu Gebote stehenden Entwicklungsstufen liegen Carpale distale 2 und dieser Fortsatz des Metacarpale 1 ohne jeden Zwischenraum einander an (Fig. 4 und kommen, wie dies beim erwachsenen Thiere bekannt, später zur völligen Verschmelzung. Mit diesen beschriebenen Veränderungen ist der Zustand erreicht, welchen uns der Carpus des erwachsenen Thieres präsentiert.

Überblicken wir kurz die vorliegenden Beobachtungen, so erhellt daraus, dass die Entwicklungsgeschichte des Krokodilecarpus uns fast vollkommen über die Bedeutung seiner einzelnen Theile aufgeklärt hat. Der so modifizierte Bau ist abzuleiten von einem typischen Reptiliencarpus mit Radiale, Intermedium (?), Ulnare, Pisiforme, Centrale und fünf gesonderten distalen Carpalien, wie wir ihn bei den jüngsten Embryonen vorfanden. Die erste Differenzirung erfolgt durch die Verschmelzung von Intermedium (?), Centrale und Carpale distale₁ zu einem von den früheren Autoren als Centrale gedeuteten Carpalstück, ferner durch Verschmelzung des 4. und 5. Carpale distale zu einem Hamatum. Die Bildung eines Hamatum aus den beiden distalen Carpalien 4 und 5 ist hier also direkt embryologisch nachweisbar, in gleicher Weise, wie dies ROSENBERG¹ kürzlich bei *Emys lutaria* konstatirt hat, wenn es auch in vorliegendem Falle später eine weitere Verschmelzung einget. Weitere Umwandlungen sind die viel später erfolgende Verschmelzung des Carpale distale 3 mit dem Hamatum und die allmähliche Anlagerung und zuletzt Verschmelzung von Metacarpale 1 und Carpale distale₂. Auch letzterer Vorgang erfolgt ziemlich spät und dokumentirt sich dadurch als ein sekundärer Process: ursprünglich waren beide Theile weit von einander getrennt.

2. Zur Entwicklung des Fingerskelettes.

In dem kleinsten zur Untersuchung verwandten Stadium [4 cm] sind die Finger zum größten Theile noch kontinuierliche bindegewebige Anlagen, die in einer die ganze Hand überkleidenden gemeinsamen Hülle liegen. Das Auftreten des Knorpels ist in den Metakarpalien und ersten Phalangen erfolgt, nur der dritte und vierte Finger zeigen

¹ E. ROSENBERG, Über einige Entwicklungsstadien des Handskelets der *Emys lutaria* Marsili. Morph. Jahrbuch. Bd. XVIII. Heft 1. Leipzig 1891.

bereits Spuren einer knorpeligen Anlage der zweiten Phalangen. Mit der Verknorpelung tritt ein sehr viel schnelleres Wachstum des betreffenden Fingertheiles ein, dies lässt sich schon daraus erkennen, dass die bereits knorpelig angelegten Fingertheile sehr viel länger sind, als das ganze übrige noch undifferenzierte Ende des Fingers. Ferner ersehen wir, dass die Anlage der knorpeligen Phalangen in proximal-distaler Richtung fortschreitet. Schon das nächste Stadium zeigt eine weitere Ausbildung der an Ort und Stelle isolirt angelegten Knorpelcentren, der erste, zweite und dritte Finger haben ihre typische Zahl von 2, 3 und 4 Phalangen bereits angelegt, während der vierte und fünfte Finger erst 3 respektive 2 knorpelige Phalangenanlagen aufweisen. In dem darauf folgenden Stadium tritt eine höchst auffallende Erscheinung auf, im vierten Finger sind nicht nur alle vier typischen Phalangen knorpelig angelegt, sondern es findet sich außerdem distalwärts von der vierten Phalange ein weiterer kleiner Knorpelkern. Diese Beobachtung erregte mein besonderes Interesse, welches noch erhöht wurde, als ich in dem nächstgrößeren Stadium von 8 cm Länge außer vier knorpeligen Phalangenanlagen noch drei weitere auffand. Dass wir es hier mit wirklichen Phalangenanlagen und nicht etwa mit irgend einer zufälligen Bildung zu thun haben, zeigt erstens einmal die Thatsache, dass sie sich ausnahmslos bei allen Embryonen von über 8 cm Länge vorfinden, zweitens, dass sie in ihrer Anlage und allmählichen Größenabnahme distalwärts zu mit den übrigen Phalangen übereinstimmen und drittens, dass die ersten Anlagen der Gelenke zwischen ihnen sich zunächst in genau derselben Weise bilden, wie bei den übrigen Phalangen. Bei Krokodilembryonen trägt also das Metacarpale des vierten Fingers nicht vier Phalangen wie im erwachsenen Zustande, sondern nicht weniger wie sieben Phalangen. Damit ist eine ganz beträchtliche Hyperphalangie des vierten Fingers von Krokodilembryonen konstatirt worden. Die erste Anlage der drei überzähligen Phalangen, wie wir sie in dem 8 cm-Stadium sehen, zeigt die fünfte Phalange ganz deutlich ausgebildet, etwas kleiner als die vorhergehende, und durch eine breite, bindegewebige Lage der vierten und sechsten getrennt. Die sechste und siebente Phalange sind knorpelig angelegt, allmählich an Größe abnehmend und durch eine breite Schicht indifferenten Zwischengewebes von einander geschieden (siehe Fig. 5).

Die nächstfolgenden Stadien zeigen, dass sich die Anlagen der überzähligen Fingerglieder noch weiter entwickeln, sie verknorpeln

vollständig und wachsen bedeutend in die Länge, so dass die fünfte Phalangenanlage allein die vierte an Größe fast erreicht. Während aber die Trennung von Phalange 4 und Phalange 5 sehr deutlich bleibt und genau dieselbe Gelenkanlage zeigt, wie zwischen den vorhergehenden Phalangen, und auch die Trennung zwischen Phalangenanlage 5 und 6 noch vorläufig bestehen bleibt, kommt es im Laufe der Weiterentwicklung zu einer Verschmelzung der beiden letzten Fingerglieder, der sich schließlich auch noch die Phalange 5 anschließt. Die ursprünglich getrennt angelegten überzähligen Fingerglieder verschmelzen also im Laufe der Weiterentwicklung zu einem einheitlichen Knorpelstabe, welcher mit der vierten Phalange durch eine Gelenkanlage verbunden ist (Fig. 6). Sehr bald bleibt der distale Knorpelstab im Wachsthum zurück, ist aber noch bei den größten mir zur Verfügung stehenden Exemplaren von 17 cm Länge sichtbar.

Diesen überzähligen Knorpeltheil des vierten Fingers fand ich auch an der Hand eines jungen, ca. 30 cm langen Alligators. Hier war es ein dünnes, spitz zulaufendes Knorpelstäbchen von der Länge der vierten Phalange und mit dieser gelenkig verbunden (Fig. 7).

Über die weitere Reduktion vermag ich aus Mangel an geeignetem Material nichts zu berichten, es ist mir indessen sehr wahrscheinlich, dass der Process genau so verlaufen wird, wie an der Hand vieler Wale. Bei diesen haben wir eine ganz analoge Erscheinung, indem sich embryonal ein paar Phalangen mehr anlegen, als später zur Entwicklung kommen. Die Reduktion erfolgt in der Weise, dass die Endphalangen, genau so, wie ich es vom Krokodil eben beschrieben habe, mit einander verschmelzen und zu einem feinen, der späteren Endphalanx ansitzenden Knorpelfädchen atrophiren.

Es entsteht nun die Frage, ob nicht auch andere Finger der Krokodilhand im Verlaufe ihrer Entwicklung diese so merkwürdige Erscheinung der Hyperphalangie zeigen. Daraufhin angestellte Untersuchungen waren bei den ersten drei Fingern erfolglos, da sich bei ihnen die Endphalanx als einheitliches schlankes Knorpelgebilde frühzeitig anlegt, wohl aber tritt die embryonale Hyperphalangie ein beim fünften Finger, der im erwachsenen Zustande drei Phalangen besitzt.

Mit voller Deutlichkeit treten überzählige Phalangen des fünften Fingers zuerst auf, gleichzeitig mit denen des vierten Fingers, in dem Stadium von 8 cm Länge. Das Metacarpale 5 trägt hier nicht

drei Phalangen, wie beim Erwachsenen, sondern mindestens fünf. Es ist indessen sehr wahrscheinlich, dass das als Phalange 4 bezeichnete Knorpel-element, welches bedeutend länger ist als das vorhergehende Fingerglied, aus zwei bereits mit einander verschmolzenen, ursprünglich getrennt angelegten Knorpelcentren besteht, da noch Reste dieser Trennung zu sehen sind (siehe Fig. 8). Die Unsicherheit, ob zwei oder drei überzählige Phalangen angelegt werden, rührt eben davon her, dass deren Verschmelzung, besonders der Phalangenanlagen 4 und 5, außerordentlich frühzeitig beginnt. So viel steht indessen unzweifelhaft fest, dass auch der fünfte Finger der Krokodilhand die Erscheinung der Hyperphalangie zeigt.

Der Resorptionsprocess ist derselbe wie beim vierten Finger, die überzähligen Phalangenanlagen verschmelzen zu einem einheitlichen terminalen Knorpelfaden, der im Wachsthum gegenüber den anderen Phalangen zurückbleibt (siehe Fig. 9). An der Hand des jungen Alligators erscheint er ebenfalls (siehe Fig. 7); eine Schnittserie durch den Finger ergiebt, dass der Knorpel von der Spitze aus atrophirt und allmählich durch Bindegewebe ersetzt wird (siehe Fig. 10). Auch die ursprünglich weiter ausgebildete Gelenkanlage zwischen der späteren Endphalanx 3 und dem terminalen Knorpelstück reducirt sich allmählich und bildet nur noch eine einfache bindegewebige Lage, während die anderen Gelenke viel weiter ausgebildet sind.

Was wir bis jetzt gefunden haben, ist dieses: der vierte und fünfte Finger der Krokodilhand zeigen in jungen Stadien eine ganz zweifellose Hyperphalangie, und zwar legen sich am vierten Finger sieben, am fünften Finger fünf oder sechs Phalangen an, während im erwachsenen Zustande nur vier respektive drei Phalangen vorhanden sind. Die ersten drei Finger zeigen von einer solchen Hyperphalangie keine Spur.

Dieses merkwürdige und anscheinend ganz unerklärliche Verhalten der ulnaren Seite gegenüber der radialen wird uns verständlicher, wenn wir folgende Erwägung GEGENBAUR's¹ heranziehen: »Indem so der ulnare Abschnitt der Hand nicht mit selbständigen Carpuselementen artikulirt, verliert er offenbar auch an Bedeutung, und es ist gewiss eine damit im engsten Zusammenhang stehende Erscheinung, dass die beiden letzten Finger keine Krallen tragen,

¹ l. c. pag. 37.

schwächer entwickelte Phalangen besitzen (die Endphalangen sind sogar nur knorpelig) und dass endlich der vierte und fünfte Finger ein Phalangenstück weniger besitzt als der entsprechende Finger der Eidechsen.«

Die beiden letzten Finger wurden also nicht, wie die drei ersteren, in den Dienst besonderer Funktionen gezogen, blieben krallenlos und konnten auf einem primitiveren Zustande verharren. Damit im Zusammenhange steht auch die Thatsache, dass die Interphalangeal-Verbindungen des vierten und fünften Fingers gegenüber denen der anderen Finger in ihrer Ausbildung zurückbleiben. Anhangsweise möchte ich hier erwähnen, dass an der Hinterextremität sich ganz ähnliche Verhältnisse vorfinden. Die fünfte Zehe ist bereits rudimentär geworden, die vierte ist krallenlos und zeigt in jungen Stadien zwei Phalangen mehr, die ursprünglich deutlich von einander getrennt sind, später aber verschmelzen und endlich in der vierten Phalanx aufgehen.

Es bleibt nun noch übrig, zu untersuchen, ob nicht die merkwürdige embryologische Thatsache einer Hyperphalangie der beiden ulnaren Finger sich für die Stammesgeschichte der Crocodilier verwerthen lässt. Aus der Thatsache, dass die ganz konstante Erscheinung nur embryonal auftritt und im erwachsenen Zustande fehlt, geht meines Erachtens nach mit Sicherheit hervor, dass wir es hier nicht mit irgend einer Neuerwerbung zu thun haben, es ist vielmehr nur die eine Folgerung zulässig, dass gewisse Vorfahren der Krokodile im erwachsenen Zustande eine Vorderextremität besessen haben, welche der der vorliegenden Krokodilembryonen ähnlich war. Mit anderen Worten: Es muss Vorfahren der heutigen Krokodile gegeben haben mit einer Hyperphalangie mindestens der beiden ulnaren Finger, höchstwahrscheinlich aber der gesamten Vorderextremität. Hyperphalangie ist aber eine Erscheinung, welche mit der Ausbildung der Vorderextremität zu einer Schwimmlasse im Zusammenhange steht und nur pelagisch lebenden Wirbelthieren zukommt. Es ist also der weitere Schluss zu ziehen, dass unter den Stammformen der Krokodile eine Form mit Ruderflossen und somit auch mit pelagischer Lebensweise existirt haben muss.

Wie stimmen nun die paläontologischen Thatsachen mit dieser Forderung der Entwicklungsgeschichte?

Das Studium der Stammesgeschichte der Crocodilier auf paläontologischer Grundlage gehört zu den interessantesten Kapiteln, welche die moderne Paläontologie zu bieten vermag. Es lassen sich in der

Jetztzeit zwei Gruppen von Crocodiliern unterscheiden, die Longirostres und die Brevirostres, zu welchen letzteren die Familie der Crocodiliden gehört. Fossile Reste dieser Familie finden sich in Süßwasserbildungen des Pleistocän, des Tertiär und der oberen Kreide. Ältere Brevirostres sind die in der Wälder- und Purbeckstufe auftretenden Goniopholiden und Bernissartiden, und die ältesten kurz-schnauzigen Krokodile sind die im oberen Jura (lithographischer Schiefer) aufgefundenen Atoposauriden.

Von einer Hyperphalangie der Vorderextremität ist bei den bis jetzt angeführten Formen nichts bekannt, eben so wenig von den Vorfahren des anderen Zweiges der jetzt lebenden Krokodile, den Longirostres. Außer den kurz- und langschnauzigen als Eusuchia zusammengefassten Crocodiliden, und deren cretaceischen und jurassischen Vorfahren, den Mesosuchia, giebt es noch eine dritte, sehr alte Gruppe von Formen, die als Parasuchia den anderen gegenübergestellt werden. Nach der Meinung maßgebender Paläontologen sind die Eusuchier nicht auf jene alten triassischen Crocodiliden zurückzuführen. Schon HUXLEY¹ weist auf die große Lücke hin, welche zwischen den Parasuchia und den jüngeren Crocodiliden herrscht, und KOKEN² spricht sich folgendermaßen aus: »Meine Meinung ist, dass die Parasuchia zwar zu der Ordnung der Crocodilier zu rechnen sind, aber einen selbständigen Zweig derselben bilden, und dass die beobachteten Thatsachen dagegen sprechen, sie als Vorfahren der Mesosuchia zu betrachten.« ZITTEL³ schließt sich dem an: »Dass dieselben (»Eusuchia«) das Stadium der Parasuchia oder Pseudosuchia durchlaufen haben, ist aus morphologischen Gründen überaus unwahrscheinlich. Es weisen vielmehr alle Thatsachen darauf hin, dass diese letzteren zwar als Verwandte zu der großen Gruppe der Crocodilier gehören, jedoch ganz selbständige, eigenthümlich specialisirte Seitenzweige darstellen, die sich frühzeitig vom Hauptstamm ablösten und keiner Weiterentwicklung fähig waren.«

Die Eusuchia können also nicht direkt auf jene alten parasuchen Formen zurückbezogen werden, die wenig aquatil waren und keine Hyperphalangie erkennen lassen. Von den ältesten jurassischen

¹ HUXLEY, On Stagonolepis Robertsoni and the evolution of the Crocodilia. Quart. journ. geol. Soc. London 1875. XXXI.

² KOKEN, Die Dinosaurier, Crocodiliden und Sauropterygier des nord-deutschen Wealden. pag. 98. Paläont. Abhandl. von DAMES und KAYSER. Berlin 1887.

³ ZITTEL, Handbuch der Paläontologie. Bd. III. pag. 686—687.

Brevirostres an erstreckt sich also eine unausgefüllte Kluft bis zu den unbekannten triassischen Vorfahren, von denen ein erloschener Seitenzweig von den Parasuchiern gebildet wird.

Unsere Bemühungen, an fossilen Krokodilresten den embryologischen Befund der Hyperphalangie der Vorderextremitäten wieder aufzufinden, waren also vergeblich. Meines Erachtens beweist dies nur wie weit wir noch davon entfernt sind, paläontologische Thatsachen allein zu einem befriedigenden Einblick in die Stammesgeschichte verwerthen zu können. Wenn uns nun auch solche auf Grund der Entwicklungsgeschichte konstruirte Vorfahrenformen in der Paläontologie durchaus fehlen, so fragt sich doch noch, ob und in welchem Grade ihr ehemaliges Vorhandensein durch paläontologische Befunde wahrscheinlich gemacht wird.

Es geht aus dem bis jetzt vorhandenen Material hervor, dass die älteren Crocodilier mehr aquatil waren als die jüngeren. Im Speciellen sehen wir dies auch an dem Zweige der Brevirostres, deren ältesten bekannten Vorfahren, die Atoposauriden, wahrscheinlich im Meere lebten, während die jüngeren Goniopholiden und Bernissartiden bereits süße Gewässer bevorzugten und die Krokodile der oberen Kreide, des Tertiär und des Pleistocän reine Süßwasserbewohner waren.

Mit der Angabe, dass die Atoposauriden marine Formen waren, stimmt auch die Thatsache überein, dass sie nur einen schwach entwickelten Rückenpanzer hatten, während ein Bauchpanzer überhaupt fehlte. Die späteren Brevirostres dagegen besaßen, wie die heutigen Formen, ein sehr viel stärker entwickeltes Hautskelet.

Schon HUXLEY glaubt, dass die Scheidung nach aquatiler und mehr terrestrischer Lebensweise wahrscheinlich schon in entlegenen geologischen Zeiträumen sich geltend gemacht habe. Vielleicht würden noch Parasuchia aufgefunden werden, die mehr aquatil waren als Belodon und Stagonolepis. Andererseits müsste es aber auch mesozoische Mesosuchier geben, die etwas weniger aquatil waren. Solche das Süß- und Brackwasser bewohnende Mesosuchier sind in der That später aufgefunden worden. Wie wir schon gesehen haben, sind die neueren Forscher aber dagegen, die Eusuchier auf die Parasuchier selbst zurückzuführen. KÖKEN glaubt durchaus nicht, dass eine parasuche, Belodon nahestehende Gattung einer Umwandlung in den Typus der mesozoischen Crocodiliden fähig war. Entfernen sich die hypothetischen marinen Parasuchia aber so weit von den Belodonten, dass eine Überführung in den Typus der Steneosauren

oder Teleosauren wahrscheinlich wird, so kann man überhaupt nicht mehr davon sprechen, dass es an aquatile Lebensweise angepasste Parasuchia sind, sondern es sind dann eben die noch unbekannten Vorläufer der eigentlichen Crocodilier, welche mit Belodon und Stagonolepis nichts weiter gemein haben, als bestimmte Eigenschaften der Urform der Crocodilier im weiteren Sinne¹. Dass die älteren Crocodilier mehr aquatil waren, ist auch KOKEN's Ansicht, besonders die Vergleichung des Schädels eines Pelagosaurus mit dem lebender Crocodilier bestimmt ihn dazu. »Es hat den Anschein, als ob alle die berührten Verhältnisse mit der Verdrängung der Crocodilier aus dem Meere und ihrer stärkeren oder geringeren Anpassung an das Land im Zusammenhange stünden².«

Wie wir aus Vorstehendem ersehen können, führt also die paläontologische Forschung zu der Ansicht, dass die recenten Krokodile von mehr aquatilen Formen abstammen; diese Ansicht stimmt vollständig mit dem Schlusse überein, welchen wir aus dem Vorhandensein der Hyperphalangie im Embryonalleben ziehen mussten. In vorliegendem Falle steht aber die embryologische Forschung nicht nur mit der paläontologischen im Einklang, sondern geht noch über letztere hinaus, auf Formen mit ganz bestimmten Eigenschaften hinweisend, welche bis jetzt noch nicht aufgefunden worden sind. Diese Formen sind die noch unbekannten Vorfahren der Brevirostres, welche in einer älteren Erdperiode als der oberjurassischen gelebt haben, sie führten eine pelagische Lebensweise und hatten in Folge dessen Ruderflossen und gleichzeitig damit die Erscheinung der Hyperphalangie aufzuweisen.

Es könnte den Anschein haben, als ob durch meine Angaben und Erörterungen einer Verwandtschaft der Crocodilier mit den Ichthyosauriern, die ja auch Hyperphalangie besitzen, das Wort geredet würde, um so mehr, als neuerdings BRAUNS³ mit großer Bestimmtheit von einer Abzweigung der Ichthyosaurier vom Crocodilierstamme gesprochen hat. Die Begründung dieser Verwandtschaft beruht indessen nur auf einer ganz oberflächlichen Ähnlichkeit des Schädelbaues der Ichthyosaurier mit den Schädeln des Gavials und der Teleosaurier, und ich stimme FRAAS⁴ vollkommen bei, wenn er die

¹ KOKEN, l. c. pag. 106.

² l. c. pag. 103.

³ D. BRAUNS, Ein Beitrag zu der Stammesgeschichte der Sauropsiden. Leopoldina. Heft 26. 1890. pag. 161.

⁴ E. FRAAS, Die Ichthyosaurier der süddeutschen Trias- und Juraablagerungen. Tübingen 1891. pag. 19.

BRAUNS'sche Hypothese zurückweist, unter besonderer Betonung der Thatsache, dass die Ichthyosaurier lange vor dem Stamme der lang-schnauzigen Teleostier und Gaviale auftreten, von letzteren also kaum abstammen können.

Die Erwerbung der Hyperphalangie ist sowohl im Reptilien- wie im Säugethierstamme mehrmals ganz unabhängig von einander erfolgt, und kann sich auch bei den hypothetischen marinen Vorfahren der Crocodilier ganz selbständig entwickelt haben.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel II.

Sämmtliche Abbildungen mit Ausnahme von Fig. 7 sind mit der Camera lucida, ZEISS A. Ocular 2 gezeichnet und um die Hälfte verkleinert.

- Fig. 1. Flächenschnitt durch den Carpus eines Krokodilembryo von 4,5 cm Länge.
Fig. 2. Flächenschnitt durch den Carpus eines Krokodilembryo von 5,2 cm.
Fig. 3. Flächenschnitt durch den Carpus eines Krokodilembryo von 7,1 cm.
Fig. 4. Flächenschnitt durch den Carpus eines Krokodilembryo von 12 cm.
Fig. 5. Längsschnitt durch den vierten Finger eines Krokodilembryo von 8 cm Länge.
Fig. 6. Längsschnitt durch den vierten Finger eines Krokodilembryo von 12,5 cm.
Fig. 7. Handskelet eines jungen Alligator von circa 30 cm Länge. 3malige Vergrößerung.
Fig. 8. Längsschnitt durch den fünften Finger eines Krokodilembryo von 8 cm Länge.
Fig. 9. Längsschnitt durch den fünften Finger eines Krokodilembryo von 9,2 cm Länge.
Fig. 10. Längsschnitt durch den fünften Finger des jungen Alligator.
-

Mittheilungen über den Carpus des Weifswals.

(Die Bildung des Hamatums und das Vorkommen von zwei und drei Centralien.)

Von

Willy Kükenthal,

Jena.

Mit Tafel III.

In einer kürzlich in diesem Jahrbuch erschienenen Arbeit hat E. ROSENBERG¹ den Nachweis geführt, dass das Hamatum von *Emys lutaria* aus zwei embryonal gesondert angelegten und dann mit einander verschmelzenden Carpalien entsteht. Schon früher war die von GEGENBAUR aufgestellte Theorie, dass das Hamatum aus der Verschmelzung zweier ursprünglich selbständigen Carpalelemente entstanden sei, durch vergleichend anatomische Untersuchungen unterstützt worden, und speciell bei Cetaceen hatte die Auffindung von fünf gesonderten distalen Carpalien bei erwachsenen Thieren nach meiner Ansicht die Frage so weit entschieden, als sie sich überhaupt auf vergleichend-anatomischem Wege entscheiden lässt². In dem einen Falle, bei *Hyperoodon*, haben wir Carpale_4 und Carpale_5 vollständig gesondert, jedes sein eigenes Metacarpale tragend, in dem anderen (beim nächsten Verwandten von *Hyperoodon*, dem *Ziphius*) ist statt der beiden gesonderten distalen Carpalien ein einheitliches Carpalelement vorhanden, in seiner Breite verhältnis-

¹ E. ROSENBERG, Über einige Entwicklungsstadien des Handskelets der *Emys lutaria* Marsili. Morphol. Jahrbuch. Bd. XVIII. Heft 1. 1891.

² KÜKENTHAL, Vergleichend-anatomische und entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen an Walthieren. Denkschriften der medicin.-naturw. Gesellschaft in Jena. 1889.

Fig 1

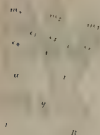


Fig 2



Fig 3

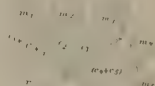


Fig 4



Fig 7

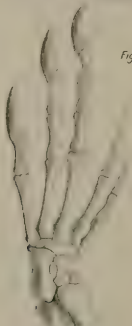


Fig 5



Fig 6



Fig 8

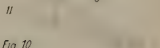


Fig 9

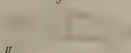


Fig 10



mäßig etwa der Summe der beiden bei Hyperoodon gesonderten distalen Carpalien₄ und ₅ entsprechend und die Metacarpalia des vierten und fünften Fingers tragend. Der Lage, Gestalt und Funktion nach ist also dieses Carpalstück von Ziphius, ein echtes Hamatum, mit den beiden gesondert angelegten distalen Carpalien von Hyperoodon zu homologisiren und der Schluss zu ziehen, dass es aus der Verschmelzung zweier ursprünglich gesonderter Carpalien entstanden ist. Einen embryologischen Nachweis habe ich freilich in diesem Falle nicht dafür erbringen können, dies auch gar nicht zu unternehmen versucht, da nicht nur mir, sondern wohl auch allen anderen Cetaceenforschern Embryonen des so seltenen Ziphius nicht zugänglich sind. Um so mehr trete ich dagegen für den von mir gelieferten embryologischen Nachweis einer Verschmelzung von Carpale distale 5 mit dem Ulnare ein, wie dies der Carpus des Weißwals zeigt. Diese Verschmelzung steht scheinbar der anderen mit dem Carpale distale 4 zur Bildung eines Hamatums scharf gegenüber; ersteren Zustand, der sich auch bei anderen Walen findet, nannte ich den Belugatypus, den der Bildung eines Hamatums den Ziphiiustypus.

Neuerdings angestellte Untersuchungen haben mir gezeigt, dass beide Arten von Verschmelzungen sich nicht so scharf gegenüberstellen, wie ich ursprünglich glaubte, sondern dass sich alle Übergänge von dem einen Typus in den anderen vorfinden. Für die Behauptung, dass im Carpus von Beluga eine Verschmelzung von c_5 und Ulnare eintritt, hatte ich als beweisend angeführt, dass bei einem jungen Stadium (12 mm Länge vom Intermedium bis zur Spitze der Flosse) in der That zwei Carpalelemente vorhanden sind, während in älteren Stadien an deren Stelle nur eines auftritt (Fig. 1). Eine Zerlegung des Präparates in dünne Flächenschnitte bestätigte das Vorhandensein zweier fast völlig getrennter Carpalelemente, die nur auf der dorsalen Seite durch eine sehr flache breite Knorpelbrücke mit einander verschmolzen waren. Die Verschmelzung geht sehr schnell von statten, denn schon auf wenig größeren Präparaten war sie fast völlig vollzogen, und sehr bald war von einer solchen Trennungslinie nichts mehr zu sehen, nur die äußere Form des als Ulnare bezeichneten Kompositum zeigte noch seine Zusammensetzung aus zwei Carpalelementen an.

Ein tieferes Verständnis für den von dem gewöhnlichen Verhalten so abweichenden Verschmelzungsprocess wurde mir durch die Flächenschnittserie einer Belugahand von 15 mm Länge eröffnet. Während die Bilder der durch die Mitte geführten Schnitte nichts

Auffallendes, sondern nur ein großes an c_1 angrenzendes, als Ulnare bezeichnetes Carpalstück aufweisen (Fig. 3). finden sich an der Palmar- wie Dorsalseite folgende Verhältnisse. Auf der einen Seite sehen wir zwei Trennungslinien auftreten, welche das sogenannte Ulnare, wenigstens auf den ersten Schnitten (Fig. 2), in drei Theile zerlegen. Der proximale Theil ist das ursprüngliche Ulnare, die beiden distalen, welche durch eine schmale Knorpelbrücke zusammenhängen, sind die zwei aus einander gewichenen Hälften des ursprünglichen Carpale distale₅. Das Auseinanderweichen wird durch eine tiefe Einbuchtung hervorgebracht, in welche das Metacarpale des fünften Fingers hineindringt. Es sieht gerade so aus, als ob durch den fünften Finger, der bei Beluga sehr stark entwickelt ist und eine schräge Stellung hat, ein Druck auf das Carpale distale₅ ausgeübt worden wäre, dem es, zu beiden Seiten aus einander weichend, nachgegeben hätte. Das Bild der drei gesonderten Theile ist aber nur auf wenigen Schnitten sichtbar, bald erfolgt eine vollständige Verschmelzung zu dem sekundären Ulnare.

Der weitere Verlauf der Serie zeigt nun, dass doch nicht die ganze Masse des Carpale distale₅ mit dem ursprünglichen Ulnare verschmolzen ist. Es beginnt nämlich der obere Theil der Trennungslinie zwischen dem sekundären Ulnare und dem Carpale distale₄ zu verschwinden, zugleich wird das Ulnare kleiner, und distalwärts von ihm zieht sich ein breiter und breiter werdendes Carpalelement entlang, an das Metacarpale 5 heranreichend und auf der anderen Seite mit dem Carpale₄ in seiner ganzen Breite verschmolzen (Fig. 4). Es ergibt sich daraus Folgendes: In vorliegendem Falle ist das Carpale distale₅ zwei Verschmelzungen eingegangen, einmal mit dem Ulnare, dann aber mit dem Carpale distale₄.

Nummehr kam es mir darauf an, Fälle nachzuweisen, in denen die Verschmelzung des Carpale distale₅ mit dem Carpale₄ nicht nur überwiegt, sondern womöglich ganz allein eintritt, so dass damit die Bildung eines Hamatums aus seinen Komponenten c_4 und c_5 nachgewiesen wäre.

Einen solchen Fall zeigen uns die Figuren 5, 6, 7, 8 und 9. Auf den ersten Schnitten (Fig. 5 und 6) ist das Carpale distale₅ noch völlig getrennt, sowohl von c_4 wie von u_1 . Im Verlaufe der Serie sieht man dann, wie sich eine Knorpelbrücke zwischen c_4 und c_5 ausbildet, die bald breiter wird, so dass das kleine c_5 dem größeren c_4 in seiner ganzen Breite aufsitzt. Bald wird c_5 kleiner, um endlich ganz zu verschwinden (Fig. 7, 8 und 9). (Ob nicht doch ein Theil

des c_5 auch mit dem Ulnare verschmolzen ist, vermag ich nicht zu entscheiden. eine schmale Knorpelbrücke (s. Fig. 7) besteht zwischen beiden auf eine kurze Strecke. Jedenfalls würde es aber ein sehr viel kleinerer Theil sein, als der, welcher mit c_4 die Verschmelzung eingeht.)

Die drei von mir geschilderten Fälle der Verschmelzung von c_5 stellen drei typische Stadien dar, alle anderen darauf hin untersuchten embryonalen Belugaflossen sind nur Übergänge von einem zum anderen.

Meine Auffassung über die Ursache dieser so variablen Verschmelzungen ist folgende: Der ursprünglichste Process scheint mir die Bildung eines typischen Hamatums zu sein, wie sie im dritten von mir erwähnten Falle vorliegt. Durch die eigenthümliche Ausbildung der Belugaflosse, besonders durch die schräge Stellung und mächtige Entwicklung des fünften Fingers wurde die Weiterentwicklung des ulnaren Carpus theiles gehemmt. Eigentlich sollte man das Gegentheil erwarten, es wird aber dieser Vorgang verständlich, wenn man daran denkt, dass durch Einhüllung in eine Flosse die einzelnen Theile des Fingerskelettes ihre speciellen Funktionen aufgegeben haben, und sich dieser Mangel besonderer Funktionen besonders am Carpus bemerklich macht. Das ursprünglich isolirt angelegte Carpale distale₅ wurde von seinem Platze unterhalb des Metacarpale 5 verdrängt und trat entweder zum Carpale distale₄, oder mehr ulnarwärts zum ursprünglichen Ulnare, oder es verschmolz zum Theil mit dem einen, zum Theil mit dem anderen. So sehen wir alle Übergänge von der Bildung eines Hamatum bis zur Verschmelzung von c_5 mit dem ursprünglichen Ulnare in den embryonalen Belugahänden vor uns.

Ohne Weiteres gebe ich zu, dass der Nachweis dieser Verschmelzungen kein ganz zwingender ist. ein solcher würde nur dann gegeben sein, wenn ich auf jüngeren Stadien die absolute Isolirtheit der die Verschmelzung eingehenden Theile konstatiert hätte. Dazu fehlte mir leider das Material. Geht man indessen von der Erwägung aus, dass die Anwesenheit einer Trennungsfurche, auch wenn sie nicht mehr ganz durch das Carpalelement hindurchgeht, einen ursprünglicheren Zustand darstellt, so glaube ich, dass die von mir gegebenen Nachweise einer nicht unbilligen Kritik Stand halten werden. Anhangsweise möchte ich bemerken, dass ich auch bei einer embryonalen Hand von *Monodon monoceros* die theilweise eingetretene Verschmelzung von c_4 und c_5 zu einem Hamatum ge-

sehen habe (Fig. 16): LEBOUCC¹ hat bei jüngeren Embryonen derselben Art die vollständige Trennung von c_1 und c_3 nachgewiesen.

Nummehr komme ich zu dem zweiten Punkte meiner Erörterungen, dem Vorkommen zweier Centralia im Carpus von Säugethieren. Ein solches Vorkommen hatte ich in einer Anzahl embryonaler Hände von *Beluga leucas* aufgefunden und unter eingehender Darlegung des Verschmelzungsmodus beider Centralia beschrieben (siehe meine vergl. anatomischen und entwicklungsgeschichtl. Untersuchungen an Walthieren. Jena 1889. pag. 26. ROSENBERG, welcher den Mangel genauerer Angaben tadelt, scheint diesen Abschnitt meiner Arbeit übersehen zu haben, und wenn er von meinen Beobachtungen schreibt: »Ganz überzeugend ist indess das hier Mitgetheilte nicht, da der von KÜKENTHAL befolgte Modus der Untersuchung kaum genügend sein dürfte, über die völlige Trennung der Elemente oder ihren etwaigen partiellen Zusammenbang sicher zu urtheilen«, so muss ich ihm darauf erwiedern, dass ich nach wie vor meine Angaben über diese Punkte aufrecht erhalte, da mich auch eine Zerlegung der betreffenden Präparate in Flächenschnitte nichts Anderes lehrte, als was ich bereits durch die mikroskopische Untersuchung nach meiner Methode erkannt und mitgetheilt hatte.

Einige Beobachtungen an neuem Material veranlassen mich, die betreffenden Verhältnisse nochmals kurz darzulegen und meine früheren Angaben zu erweitern. Zur Untersuchung in Bezug auf die Zusammensetzung des Carpus kamen 21 embryonale Vorderextremitäten des Weißwales, welche in der Größe von 12 mm bis circa 20 mm schwankten (vom Intermedium bis zur Spitze der Flosse gemessen). In acht Fällen ist von einem Centrale nichts zu sehen, die Gestalt des Radiale zeigte aber deutlich an, wo das verschwundene Centrale zu suchen ist. In weiteren acht Fällen ist ein Centrale deutlich ausgebildet, in vier Fällen finde ich zwei Centralia, und in einem Falle sind sogar drei Centralia mit Sicherheit zu erkennen.

Diesen interessanten Fall will ich zuerst besprechen. Der betreffende Carpus gehört einem der kleinsten Embryonen an, welche mir zur Verfügung standen, die Länge der Vorderextremität vom Intermedium bis zur Spitze des zweiten Fingers beträgt 13 mm. Wenn wir die Flächenschnittserie durch den Carpus von der dorsalen zur palmaren Seite verfolgen, so sehen wir zunächst nur ein

¹ LEBOUCC, Recherches sur la morphologie de la main chez les Mammifères marins. Archives de Biologie. 1889.

Centrale von dreieckiger Form, mit der Basis dem Intermedium aufsitzend und seine Spitze dem Carpale distale₁ zuwendend. Je mehr wir uns der palmaren Seite nähern, desto kleiner wird das Centrale, seine Spitze erreicht nicht mehr das Carpale distale₁, und plötzlich treten distalwärts wie proximalwärts von ihm zwei neue, etwas kleinere Knorpel Elemente auf. Das untere liegt an der radialen Seite des Intermediums, treibt eine kleine Bucht in das Radiale hinein und ist durch eine breite Schicht eng an einander liegender Zellen vom Intermedium getrennt. Letztere Trennung ist aber weniger scharf, und eine spätere Vereinigung mit dem Intermedium wahrscheinlich. Es ist im Bilde (siehe Fig. 10) als C_1 bezeichnet, das mittlere als C_2 . Distalwärts von letzterem, also nach dem Carpale distale₁ zu, liegt ein drittes Knorpelfeld (C_3), welches folgendes Verhalten zeigt. Die Trennung von C_2 ist eine sehr scharfe, eben so von Carpale distale₁, auch von Carpale distale₂ ist es ganz deutlich getrennt durch eine schmale Schicht dicht gelagerter Zellen, indessen nicht so scharf wie von den anderen Elementen, so dass es den Anschein hat, als ob es bald mit dem Carpale distale₂ verschmelzen würde.

Auf weitere Deutung dieses Befundes lasse ich mich hier nicht ein und will nur bemerken, dass die drei Centralia, denn nur als solche sind sie ihrer Lage nach aufzufassen, in einer annähernd geraden Linie liegen, welche von der Ulna durch das Intermedium, Centrale₁, Centrale₂, Centrale₃ zum Carpale distale₁ gezogen wird.

Die Verschmelzung eines Centrale mit dem Carpale distale₂ habe ich unter meinen Präparaten nicht wieder konstatiren können, wenn Verschmelzungen der Centralia eintraten, so betraf es das Intermedium oder Radiale. Hingegen ersehe ich aus einer Notiz von LEBOUCC¹, dass dieser unter drei Fällen einmal eine theilweise Verschmelzung des Centrale mit dem Carpale distale₂ beobachtet hat.

Nunmehr gehe ich zur Beschreibung der Präparate über, in welchen zwei Centralia auftreten. Dieser Fälle, in welchen also die beiden Centralia ganz deutlich ausgebildet sind und entweder gar keine oder nur beginnende Verschmelzungen zeigen, sind vier, sie gehören jüngeren Entwicklungsstufen der Embryonen an. Fig. 11, 12 und 13 zeigen uns drei Flächenschnitte durch einen solchen Carpus, aus der palmaren, der mittleren und der dorsalen Region. Nur hart an beiden Außenflächen ist die Abgrenzung weniger scharf, die

¹ LEBOUCC, l. c.

überwiegende Mehrheit der Schnitte zeigt Bilder, wie sie Fig. 12 veranschaulicht. Zugleich erkennt man, dass die Fläche, welche die beiden Centralien von einander trennt, etwas schräg durch den Carpus verläuft, so dass auf Schnitt Fig. 11 das distale, auf Schnitt Fig. 13 das proximale Centrale sehr klein ist.

Ganz ähnlich ist die Lage der beiden Centralia an zwei weiteren Objekten, nur tritt hier eine Verschmelzung der Art ein, dass von dem distalen Centrale eine Knorpelbrücke zum Intermedium sich erstreckt, während das keilförmige proximale Centrale nicht mehr durch den ganzen Carpus hindurchgeht.

Im vierten Falle (siehe Fig. 14) ist eine etwas andere Verschmelzung im Begriffe einzutreten, indem die beiden von der radialen Seite ausgehenden Trennungsfurchen, welche die beiden Centralia unter sich und vom Intermedium scheiden, nicht mehr die andere Seite erreichen, und somit durch zwei Knorpelbrücken ein Zusammenhang zwischen i , C_1 und C_2 entsteht.

Wie schon früher angeführt, ist die Lage beider Centralia im Carpus eine solche, dass durch sie eine annähernd gerade Linie gezogen werden kann von der Ulna, durch das Intermedium, die beiden Centralia, das Carpale distale₁ zum ersten Fingerstrahl (Fig. 15).

In keinem der vier Fälle war von einem dritten mit dem Carpale distale 2 verschmelzenden Centrale etwas zu sehen.

In acht Fällen findet sich nur ein deutlich ausgebildetes Centrale vor. Doch lässt sich fast stets konstatiren, wo das andere Centrale geblieben ist. An der eigenthümlichen einspringenden Form des Radiale lässt sich bei drei Händen unschwer erkennen, dass es das von mir C_2 genannte Centrale enthält, während das andere, C_1 , isolirt ausgebildet ist oder im Begriffe steht mit dem Intermedium oder dem Radiale zu verschmelzen. Die übrigen Präparate mit nur einem Centrale lassen zum Theil erkennen, dass dieses ein Kompositum aus den zwei ursprünglichen Centralien darstellt, da Spuren der Verschmelzung noch nachzuweisen sind. Ganz isolirt ist dieses Doppelcentrale nur in ein paar Fällen, eine Hand zeigt sowohl eine Knorpelbrücke zum Intermedium, wie eine zweite zum Radiale, eine andere Hand besitzt ein sehr mächtig entwickeltes Centrale, welches in seiner ganzen Breite dem Carpale distale 1 ansitzt und durch eine Knorpelbrücke mit dem Radiale in Verbindung steht.

Wie schon erwähnt, war in acht weiteren Fällen kein Centrale vorhanden, die einspringende Gestalt des Radiale zeigt aber aufs

deutlichste an, dass in sämtlichen Fällen mindestens ein Centrale mit dem Radiale verschmolzen sein muss.

Wir erschen aus Vorstehendem, wie in Bezug auf Zahl und Verschmelzung der Centralia eine große Veränderlichkeit im Carpus von *Beluga leucas* herrscht. Der Grund dazu dürfte wohl in dem Umstande zu suchen sein, dass in Folge der Umbildung der Vorderextremität zu einer Flosse den einzelnen Carpalelementen besondere Funktionen nicht mehr zukommen, und dass die Verschmelzungen nicht auf wichtigen Funktionsanforderungen basiren.

Ebenfalls zwei Centralia finde ich in dem Carpus eines Embryo von *Monodon monoceros* von 24 cm Länge, dessen Bau überhaupt große Ähnlichkeit mit dem von *Beluga leucas* aufweist (s. Fig. 16).

Zum Schlusse möchte ich bemerken, dass ich ROSENBERG's Gründen, welche dagegen sprechen sollen, dass die schiefe Lagerung der Centralien bei den Cetaceen eine primitive ist, eine beweisende Kraft nicht zuerkennen kann. um so weniger, als auch das dritte von mir aufgefundenene Centrale in derselben Richtung angelagert ist. In vollkommener Übereinstimmung mit ROSENBERG befinde ich mich, wenn er betont, dass die endgültige Lösung der Frage nach der Stammreihe und den Radien der Amphibien und Amnioten erst an der Hand von embryologischen Untersuchungen der primitivsten Formen des Extremitätenskelets möglicherweise erfolgen kann, wende mich aber ganz entschieden gegen seine Äußerung, falls diese meine diesbezüglichen Arbeiten betreffen soll, dass man gut thäte. »die Lösung der Frage an ungeeigneten oder wenig geeigneten Objekten nicht zu versuchen. es würde dadurch Verwirrungen, die nicht immer leicht wegzuräumen sind, vorgebeugt werden«. Ob man zur Lösung dieser Frage geeignete oder ungeeignete Objekte vor sich hat, wird man erst dann erkennen können, wenn man die Veränderungen ins Auge fasst, welche durch die mannigfachen Anpassungen der Vorderextremitäten eingetreten sind. Solchen Anpassungen sind aber die Vorderextremitäten der Reptilien in gleichem Maße unterworfen gewesen wie die der Säugethiere —, ich erinnere hier nur an die weitgehenden Veränderungen, welche die Extremitäten der Ichthyosaurier erlitten haben.

Geht man von diesem Gesichtspunkte aus, so wird sich vielleicht auch nachweisen lassen, dass der in Bezug auf die Zahl seiner Elemente gewiss primitive Carpus der Chelonier in deren Lagerung Zustände aufzuweisen hat, welche auf eine sekundäre Verbreiterung der ganzen Vorderextremität zurückzuführen sind. In solchem Falle

wird natürlich eine von der Ulna durch das Intermedium, die Centralia und das Carpale₁ gezogene Linie bedeutende Knickungen aufzuweisen haben.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel III.

Sämmtliche Abbildungen mit Ausnahme von Fig. 1 und Fig. 16 sind mit der Camera lucida, ZEISS Oc. 2 Obj. A und $\frac{A}{2}$ gezeichnet worden, und in der Wiedergabe um die Hälfte verkleinert.

- Fig. 1. Carpus einer embryonalen Belugaflosse mit fünf distalen Carpalien. 12 mm Länge vom Intermedium bis zur Flossenspitze.
 Fig. 2, 3 und 4. Drei Flächenschnitte durch den ulnaren Theil des Carpus einer Belugahand von 15 mm Länge.
 Fig. 5, 6, 7, 8, 9. Fünf Flächenschnitte durch den ulnaren Theil des Carpus einer Belugahand von 16 mm Länge.
 Fig. 10. Belugahand, 13 mm lang. Drei Centralia.
 Fig. 11, 12, 13. Belugahand, 16 mm lang. Drei Flächenschnitte durch die beiden Centralia.
 Fig. 14. Belugahand, 17 mm lang. Flächenschnitt durch die beiden Centralia.
 Fig. 15. Flächenschnitt durch den Carpus eines Beluga-Embryo. 15 mm Länge.
 Fig. 16. Linke Flosse eines Embryo von *Monodon monoceros* von 24 cm Länge.

Fig 1

Fig 2

Fig 3

Fig 10

Fig 16

Fig 4

Fig 5

Fig 11

Fig 8

Fig 15

Fig 12

Fig 13

Fig 14

Fig 7

Fig 6

Theorie des Mesoderms.

(Fortsetzung.)

Von

Carl Rabl.

Mit Tafel IV—VII und Figur 10—13 im Text.

Pristiurusembryonen mit 63 Urwirbeln besitzen fünf Kiemenfurchen, von denen die ersten drei durchgebrochen sind, also Spalten bilden. Die äußere Lamelle der sekundären Augenblase, die Anfangs ungefähr dieselbe Dicke hatte, wie die innere, ist beträchtlich dünner geworden und wird von der inneren um das Zwei- bis Dreifache an Dicke übertroffen. Die Linse steht noch mit dem Ektoderm in Zusammenhang und an der Verlöthungsstelle gewahrt man eine kleine, von erhöhten Rändern umgebene trichterförmige Grube: im Übrigen ist die Linse ein ziemlich ansehnlicher, kugelig, solider Zellkörper. Das Gehörbläschen ist seitlich komprimirt oder, vielleicht richtiger ausgedrückt, sein proximal-distaler Durchmesser ist erheblich länger, als sein querer; der Ductus endolymphaticus zieht schief nach hinten und oben, mit leichter Ablenkung nach außen. Die vorn etwas tiefere Nasengrube ist mehr eingesenkt als früher. In diesem Stadium beginnt sich die Epiphysis zu bilden: sie stellt ein kleines, halbkugeliges, mit breiter Basis etwa der Mitte der dorsalen Wand des Zwischenhirnes aufsitzendes Bläschen dar. Wie früher ist auch jetzt noch der Ösophagus solid. Die Leberanlage besteht aus einem rechten, linken und ventralen Divertikel; das ventrale ist etwas nach vorn gerichtet. Sie liegt im Bereiche des vierten und fünften Urwirbels. Hinter ihr, im Bereiche des sechsten und siebenten Urwirbels, liegt die Pankreasanlage: sie stellt eine kleine, mit verdicktem Epithel bekleidete Ausbuchtung der dorsalen

Darmwand dar. Es entsteht also das Pankreas etwas später als die Leber: denn diese haben wir schon bei Embryonen mit 56 Urwirbeln gefunden; ja man kann die erste Andeutung derselben, wenn man auf die betreffende Stelle genau achtet, schon bei Embryonen mit 52 Urwirbeln sehen. Der Dotterstiel reicht bei Embryonen mit 63 Urwirbeln vom fünften bis zum fünfzehnten Segmente. Dieses Stadium ist das jüngste, in welchem ich den Hypoglossus und die ventralen Wurzeln der Spinalnerven sehen kann.

Embryonen mit 66—68 Urwirbeln unterscheiden sich trotz der geringen Altersverschiedenheit doch in mehrfacher Beziehung von den beschriebenen. Von den fünf scharf begrenzten Kiemenfurchen sind die vier ersten durchgebrochen und hinter der fünften ist noch die Anlage einer sechsten, noch nicht sehr scharf begrenzten bemerkbar. Das innere Blatt der sekundären Augenblase ist etwa viermal so dick, als das äußere. Die Linse hat sich vollständig vom Ektoderm losgelöst, doch ist die frühere Verlöthungsstelle noch an gewissen Eigenthümlichkeiten des Ektoderms erkennbar; im Inneren der Linse ist ein kleiner, unregelmäßiger, excentrisch gelegener Hohlraum aufgetreten, so dass man jetzt von einem Linsenbläschen sprechen und an demselben eine innere und äußere Wand unterscheiden kann. Die innere Wand ist viel dünner als die äußere und besteht aus einer einzigen Schicht mäßig hoher Cylinderzellen: die äußere Wand ist mehrschichtig und aus rundlichen Zellen zusammengesetzt. Es ist dies ein Verhalten, welches meines Wissens in keiner anderen Wirbelthierklasse angetroffen wird; denn überall ist gleich nach der Abschnürung die äußere Wand beträchtlich dünner, als die innere. Der Augenblasenstiel ist in die Länge gewachsen und setzt sich schärfer gegen die Augenblase und das Zwischenhirn ab. Die Mundöffnung ist in der Mitte etwas breiter geworden, hat aber noch die Form eines sagittalen Spaltes. Die Thyreoideaanlage beginnt sich schärfer zu sondern: sie schiebt sich zwischen die beiden Äste, in welche die Aorta nach vorn aus einander weicht und erstreckt sich nach hinten noch eine kleine Strecke unter die ventrale Wand des Aortenstammes. Überdies fällt in dieses Stadium, wie wir später noch sehen werden, die Entstehung der Urnierenkanälchen.

Der abgebildete Schnitt, Fig. 1, Taf. IV, der einem Embryo dieses Stadiums entnommen ist, trifft das rechte und linke Leberdivertikel (l_1 und l_2), geht also durch den fünften Urwirbel. Das linke Divertikel erscheint etwas größer, oder wenigstens mehr in die Quere gestreckt, als das rechte. Den beiden Divertikeln liegen

die beiden *Venae omphalomesentericae* auf: dem rechten die sehr schwache rechte (*om.d*), dem linken die außerordentlich weite linke (*om.s*). Beide treten, wie man an den mehr nach vorn gelegenen Schnitten sehen kann, getrennt in den Sinus venosus des Herzens ein. Das ventrale Leberdivertikel ist an dem abgebildeten Schnitte nicht zu sehen: es liegt etwas weiter vorn. im Bereiche des vierten Urwirbels. In etwas späteren Stadien sieht man alle drei Divertikel an einem und demselben Schnitte.

Was das Mesoderm betrifft, so ist über die Urwirbel wenig Neues zu berichten: ich möchte nur auf zwei Punkte aufmerksam machen. Der Schnitt geht ziemlich genau durch die Mitte eines Spinalganglions und man sieht nun, dass an dieser Stelle das Sklerotom in hohem Grade verdünnt ist: zwischen Spinalganglion und inneres Blatt der Hautmuskelpatte schieben sich nur einige wenige Zellen vor. Das Spinalganglion selbst reicht fast bis an die untere Grenze des Medullarrohres. Ferner sieht man, dass das Sklerotom an der Seite des Medullarrohres emporgewachsen ist und sich über demselben mit dem Sklerotom der Gegenseite zur *Membrana reuniens dorsalis* verbunden hat. Es ist das die erste Verbindung, welche die Urwirbel der beiden Körperhälften im Rumpfe mit einander eingehen. Über die Lage der ventralen Urwirbelgrenze kann nach dem abgebildeten Schnitte kein Zweifel sein.

Was die Seitenplatten betrifft, so sieht man zunächst wieder, dass sich die beiden visceralen Lamellen ventralwärts von der Aorta zu einem langen dorsalen Mesenterium an einander legen; ein solches fehlt nur der Kloake und dem postanaln Darm, wo also dorsale Darmwand und ventrale Wand der Aorta unmittelbar an einander grenzen. Interessant ist, dass in diesem Stadium auch der Ösophagus fast in seiner ganzen Länge ein solches Mesenterium besitzt: in geringerer Ausdehnung ist dies übrigens schon bei etwas jüngeren Embryonen der Fall. Die viscerele Seitenplatte zeigt an dem abgebildeten Schnitte noch in ihrer ganzen Ausdehnung den Bau eines einschichtigen Epithels, das um so niedriger wird, je weiter es nach außen und unten zieht. Wie wir aber gleich noch sehen werden, ist der Bau dieser Seitenplatte nicht in allen Regionen des Embryo derselbe. Indessen wollen wir zunächst noch die parietale Platte an dem abgebildeten Schnitte näher betrachten. Wir bemerken da vor Allem, dass sich zwischen den Anfang dieser Platte und die ventrale Urwirbelgrenze die hintere Kardinalvene (*c.c.p*) eingeschoben hat, die sich weiter vorn mit der vorderen zum Ductus Cuvieri ver-

einigt. In einiger Entfernung von der Umschlagstelle der visceralen Seitenplatte in die parietale, lateralwärts von der hinteren Kardinalvene, gewahrt man einen ziemlich lebhaften Wucherungsprocess der Seitenplatte, der, wie die Folge lehrt, allmählich zur Bildung mächtiger Massen embryonalen Bindegewebes führt. Man kann diesen Wucherungsprocess schon mit verhältnismäßig schwachen Vergrößerungen (Fig. 1) erkennen, noch deutlicher tritt er uns aber bei starken Vergrößerungen entgegen (Fig. 2). Es kann keinem Zweifel unterliegen, dass hier an einzelnen, wie es scheint, regellos zerstreuten Stellen eine lebhafte Vermehrung der Elemente der bis dahin einschichtigen Seitenplatte statt hat und dass einzelne Zellen aus der Reihe ihrer Genossen gedrängt werden, um die Grundlage eines embryonalen Bindegewebes zu bilden. Wie wir noch sehen werden, ist es von großer, allgemeiner Bedeutung, dass dieser Process erst in einiger Entfernung von der Mittellinie, lateralwärts von der hinteren Kardinalvene, beginnt und dass von hier aus die Wucherungszone sich ziemlich weit nach der Seite erstreckt.

Hat man einmal an Embryonen dieses Alters den beschriebenen Process erkannt, so gelingt es nicht schwer, denselben in frühere Stadien zurückzuverfolgen. Fig. 3 stellt einen Theil eines Schnittes durch einen Embryo mit 50—51 Urwirbeln dar. Von einer hinteren Kardinalvene ist hier noch keine Spur zu sehen. Die Wucherungszone der parietalen Seitenplatte ist ungefähr von derselben Breite, wie in dem früher beschriebenen Stadium. An mehreren, in der Figur mit einem Sternchen (*) bezeichneten Stellen sieht man dort, wo die Seitenplatte ihre Einschichtigkeit verliert, kleine Divertikel der Leibeshöhle in die proliferirenden Zellmassen eindringen, so dass es den Anschein gewinnt, als ob die Bildung des embryonalen Bindegewebes hier in ziemlich großer Ausdehnung mit einer Faltenbildung der parietalen Seitenplatte einherginge. Ich kann mich dieser Auffassung in der That nicht verschließen: je mehr Präparate ich daraufhin durchmustert habe, um so mehr hat sich in mir die Überzeugung befestigt, dass die Bildung von Bindegewebe keineswegs ausschließlich in der Weise erfolgt, dass die Zellen epithelialer Membranen sich senkrecht auf die Oberfläche theilen, sondern dass sie in mehr oder weniger ausgedehntem Maße an die Faltenbildung epithelialer Lamellen geknüpft ist.

Es braucht wohl nicht erst hervorgehoben zu werden, dass von einer Betheiligung der Gefäßwände an der Bildung des Bindegewebes

hier eben so wenig die Rede sein kann, wie bei der Entstehung des Sklerotoms.

Ich kehre nun wieder zur Betrachtung der Vorgänge zurück, die sich an der visceralen Seitenplatte abspielen. Während diese an den Schnitten, welche die Leberanlage treffen Fig. 1., überall den Charakter eines einschichtigen Epithels besitzt, zeigt sie etwas weiter hinten und zwar regelmäßig von der Stelle an, an welcher sich das Pankreas bildet, ein anderes Bild. Fig. 4 zeigt einen Theil eines Schnittes durch einen Embryo mit 63 Urvirbeln: der Schnitt ist unmittelbar vor der hinteren Darmpforte durch den Rumpf des Embryo gelegt. Er zeigt zunächst im Mesenterium rechterseits (in der Figur links) eine durch ihre Form, ihren Körnchenreichtum, ihre Farbe und ihren Kern leicht kenntliche Urkeinzelle, und zwischen Entoderm und visceraler Seitenplatte mehrere Gefäßquerschnitte. Von den beiden Lamellen, aus welchen das Mesenterium besteht, zeigt die rechte dort, wo sie an den Darm tritt, eine Falte (*), und vom Grund und den Wänden dieser Falte geht eine reichliche Proliferation von Zellen aus, die sich der dorsalen Darmwand innig anlegen. Die linke Lamelle des Mesenteriums zeigt keine solche Faltenbildung; denn wenn auch ab und zu, wie auch an dem abgebildeten Schnitte, die eine oder andere Zelle etwas aus der Reihe ihrer Nachbarn heraustritt, so kommt es doch, wie ein Vergleich mit den nächst vorderen oder hinteren Schnitten dieses und zahlreicher anderer älterer oder gleichaltriger Embryonen lehrt, hier nie zur Bildung einer ähnlichen Falte, wie auf der rechten Seite. Verfolgt man die Serie nach hinten, so kann man die Falte der rechten Mesenteriallamelle noch an einer großen Zahl von Schnitten sehen. Fig. 5 zeigt uns einen Schnitt ungefähr aus der Mitte zwischen hinterer Darmpforte und Kloake. Wir erkennen sofort wieder die Falte der rechten Lamelle des Mesenteriums und sehen, dass auch hier vom Boden und den Wänden der Falte eine lebhafte Zellproliferation ausgeht und dass die neugebildeten Zellen sich der dorsalen Wand des Entodermrohres anlegen. Der Darm zeigt hier in so fern eigenthümliche Verhältnisse, als seine dorsale Wand fast doppelt so dick ist, als die ventrale; weiter hinten sind dorsale und ventrale Wand ungefähr gleich dick; vor der Kloake, an dieser selbst und darüber hinaus ist die ventrale Wand dicker und zugleich reicher an Dotterkörnchen als die dorsale. Die Mesenterialfalte hört in einiger Entfernung von der Kloake auf und damit endigt auch der Zellstrang, dessen Bildung mit dieser Falte

zusammenhängt. Nach vorn kann man diesen Zellstrang bis zu der Pankreasanlage verfolgen; doch liegt er hier nicht dorsalwärts vom Pankreasdivertikel, sondern an dessen rechter Seite: linkerseits ist auch hier keine Spur eines derartigen Stranges zu sehen. Später, bei Embryonen mit 66—68 Urvirbeln, wenn sich die Zellen des Stranges weiter vermehrt haben, drängen sie die Wand des Entodermrohres in das Lumen vor und es entsteht dadurch ein langgezogener Wulst, der an der rechten Seite des Pankreas, dort, wo sich dieses in den Darm öffnet, beginnt und hinter der Pankreasanlage an der dorsalen Darmwand weiterzieht. Wie die weitere Entwicklung lehrt, ist dieser Wulst nichts Anderes, als die Anlage der Spiralklappe; diese wird also nicht von Anfang an in ihrer typischen Form angelegt, sondern tritt zunächst unter dem Bilde einer Längsfalte in die Erscheinung. Man hat bekanntlich die Spiralklappe des Selachierdarmes mit der Längsfalte im Darm der Petromyzonten verglichen und dieser Vergleich gewinnt nach dem Gesagten eine entwicklungsgeschichtliche Basis.

Das beschriebene Stadium mit 63 Urvirbeln ist nicht das jüngste, in welchem man die erwähnte Faltenbildung der rechten Mesenteriallamelle wahrnehmen kann: die erste Andeutung des Processes kann ich schon an einem Embryo mit 52 Urvirbeln sehen. Doch haben sich hier an der Stelle, an welcher die Faltenbildung beginnt, die beiderseitigen visceralen Seitenplatten noch nicht zur Bildung eines Mesenteriums an einander gelegt. Die Faltenbildung beginnt in diesem Stadium an einer Stelle, die ziemlich weit hinter der späteren Pankreasanlage, ja sogar hinter dem distalen Ende der Vorniere gelegen ist. Einen Schnitt aus der Gegend, in welcher bei dem Embryo mit 52 Urvirbeln die Faltenbildung der rechten Splanchnopleura am deutlichsten zu sehen ist, habe ich in Fig. 6 Taf. IV abgebildet. Ein Gefäß ist in der Nähe der Stelle, wo sich die viscerale Seitenplatte einfaltet, noch nicht zu sehen und es kann daher auch nicht angenommen werden, dass sich ein solches an dem beschriebenen Process beteiligt.

Der Zellstrang, der die Grundlage der Spiralklappe bildet, und der, wie erwähnt, ausschließlich aus der rechten Mesenteriallamelle hervorgeht, ist ziemlich scharf gegen die Umgebung abgegrenzt und dokumentiert sich seinem ganzen Aussehen nach als etwas Eigenartiges. Ich halte es nicht für unwahrscheinlich, dass aus ihm das adenoide Gewebe der Spiralklappe hervorgeht; es wäre dies

Angesichts der neueren Beobachtungen und Erörterungen Stöhr's von größerer, allgemeiner Bedeutung.

Das Bindegewebe, das in der beschriebenen Weise aus der rechten Splanchnopleura den Ursprung nimmt, ist keineswegs das einzige, das aus den visceralen Seitenplatten entsteht. Vielmehr sieht man während einer langen Dauer der Entwicklung, am häufigsten wohl bei Embryonen mit 66—76 Urvirbeln, an verschiedenen Stellen, namentlich am Mesenterialansatze, in Theilung begriffene Zellen, deren Theilungsachsen so gestellt sind, dass die eine der beiden Tochterzellen im Verbande des Epithels verbleiben muss, während die andere zu einer embryonalen Bindegewebszelle wird. Zuweilen mögen übrigens auch hier kleine Einfaltungen der Splanchnopleura eine Rolle bei der Bindegewebsbildung spielen. Das so entstehende Gewebe unterscheidet sich aber ziemlich scharf und schon frühzeitig durch seine lockere Beschaffenheit von dem mehr derben, kompakten Gewebe, welches den erwähnten Zellstrang der Spiralklappe aufbaut.

Ich bezeichne das gesammte, aus den Seitenplatten entstehende Bindegewebe als *viscerales*, obwohl ich mir bewusst bin, dass diese Bezeichnung nicht ganz zutreffend ist. —

Das nächste Stadium betrifft Embryonen mit 74—76 Urvirbeln. Bei solchen ist die sechste innere Kiemenfurche scharf begrenzt und erreicht das Ektoderm; die ersten vier Kiemenfurchen sind durchgebrochen, die fünfte ist im Durchbruche begriffen. Am Hinterrande des zweiten und dritten Kiemenbogens findet sich je ein kleines Knötchen als erste Anlage eines Kiemenfadens; das Knötchen am zweiten Bogen ist etwas größer als das am dritten. Die Höhle des Linsenbläschens ist jetzt etwas weiter, auf dem Querschnitte meist dreieckig, die äußere Wand des Bläschens aber noch erheblich dicker als die innere; jedoch beginnen sich die Zellen der äußeren Wand epithelial anzuordnen. Die Stelle, an der sich die Linse vom Ektoderm abgelöst hat, ist noch ziemlich deutlich erkennbar. Das Gehörbläschen beginnt nach vorn, hinten und unten Aussackungen zu bekommen; der Ductus endolymphaticus zeigt den Beginn einer Abknickung in rechtem Winkel. Die Epiphysis hat sich an der Basis tief eingeschnürt und sitzt auf einem dünnen Stiele. In dieses Stadium fällt der erste, eben merkbare Anfang der Entwicklung eines Ramus ophthalmicus superficialis major und eines Ramus buccalis des Facialis. Außerdem beginnt sich jetzt der Grenzstrang des Sympathicus zu bilden. Das rechte und linke Leberdivertikel fangen

an, hohle Sprossen zu treiben. Das Pankreasbläschen vertieft sich nach vorn zu.

Ich schließe hieran gleich eine Charakteristik von Embryonen mit 83—87 Urwirbeln. Bei solchen sind fünf Kiemenfurchen durchgebrochen, die sechste im Durchbruche begriffen. Bei einem Embryo mit 83 Urwirbeln habe ich am zweiten Kiemenbogen drei, am dritten zwei und am vierten ein Knötchen gezählt; bei einem Embryo mit 87 Urwirbeln hatte die Zahl der Knötchen am zweiten bis vierten Bogen zugenommen und es trug auch der fünfte an seinem Hinterrande ein kleines Knötchen. Das Linsenbläschen zeigt jetzt die für alle Cranioten typischen Verhältnisse; der Querschnitt seiner Höhle ist sichelförmig geworden und die mediale Wand springt polsterartig in das Lumen vor. Doch scheint die Ausbildung nicht immer gleichen Schritt zu gehen; denn bei einem Embryo mit 83 Urwirbeln hatten sich schon alle Zellen der äußeren Lamelle epithelial angeordnet, bei einem Embryo mit 87 Urwirbeln aber noch nicht. Das Stadium mit 87 Urwirbeln war das jüngste, in welchem ich einen Ramus lateralis vagi sehen konnte; er erstreckte sich bei zwei Embryonen dieses Alters nur über drei Segmente, reichte also noch nicht über die Kiemenregion hinaus. Die Thyreoidea beginnt bei Embryonen dieses Stadiums Sprossen zu treiben; sie hängt nur noch mittels eines dünnen Stieles mit dem Epithel des Bodens der Mundhöhle zusammen und reicht nach hinten bis zu der proximalen Verlängerung der Perikardialhöhle. Zwischen den an Zahl vermehrten Leberschläuchen beginnen sich die Venae omphalomesentericae in ein Kapillarnetz aufzulösen. Das ventrale Leberdivertikel giebt sich durch die Dicke seiner Wand schon jetzt als etwas Besonderes zu erkennen; wie früher, bleibt es frei von Seitensprossen. Das Pankreas ist nach vorn noch mehr vertieft, zeigt aber noch keine Sprossen.

Ich habe in Fig. 9 Taf. IV einen Schnitt abgebildet, der in der Höhe des Pankreas durch den Rumpf eines Embryo mit ungefähr 74 Urwirbeln gelegt wurde. Der Schnitt geht durch die Mitte eines Spinalganglions (*sg*) und zeigt, dass dasselbe nicht bloß bedeutend in die Länge gewachsen ist, sondern auch nach unten in eine zipfelförmige Verlängerung ausläuft, von der ein dünner Zellstrang an der medialen Fläche der Hautmuskelpalte nach abwärts zieht, um schließlich mit einer spindelförmigen Anschwellung zu endigen (*sy.g*). Wie ein Vergleich mit älteren Stadien lehrt, ist die Anschwellung nichts Anderes als die Anlage eines sympathischen Ganglions. Es tritt uns

also in diesem Stadium der genetische Zusammenhang des Grenzstranges des Sympathicus und der Spinalganglien ungemein deutlich entgegen. In diesem frühen Stadium wurde der Sympathicus bisher noch nicht wahrgenommen. — Es muss bemerkt werden, dass auf den Schnitten, welche die Spinalganglien treffen, von den ventralen Wurzeln der Spinalnerven nichts zu sehen ist; wie wir später sehen werden, liegen diese stets vor den Ganglien. —

Der abgebildete Schnitt geht ungefähr durch den zehnten Urwirbel, trifft denselben etwas schief und enthält daher auch noch das ventrale Ende des vorhergehenden Urwirbels (*uw'*); die Hautmuskelpalte reicht jetzt erheblich weiter herab als früher und schiebt sich lateralwärts über den WOLFF'schen Gang vor. Es ist dies aber noch nicht überall der Fall, vielmehr bleibt der WOLFF'sche Gang in der hinteren Rumpfhälfte noch unbedeckt. Es ist von Interesse zu sehen, dass Anfangs die ventrale Urwirbelgrenze sich mehr und mehr nach aufwärts verschiebt, dann eine Zeit lang stationär bleibt und schließlich (wenigstens was die Hautmuskelpalte betrifft) wieder nach abwärts rückt.

Was die Seitenplatten betrifft, so zeigt an dem abgebildeten Schnitte die Somatopleura die meisten Veränderungen. Lateralwärts vom Ureterkanälchen zeigt sie zunächst wieder eine Strecke weit den Bau eines einschichtigen, ziemlich niedrigen Cyliinderepithels; dann folgt die schon früher erwähnte Proliferationszone, an welcher nur mehr die die Leibeshöhle begrenzenden Zellen epithelialen Charakter zeigen, die übrigen aber zu Bindegewebszellen geworden sind. Der Wulst (Fig. 9 *ew*), den diese Zellen bilden, ist nach vorn bis in die Höhe des Ösophagus, nach hinten bis in die Gegend der hinteren Darnipforte zu verfolgen, nimmt aber nach beiden Richtungen an Höhe und Breite ab. Über ihm ist das Ektoderm zweischichtig geworden und besteht aus einer tiefen Lage kubischer und einer oberflächlichen platter Zellen; diese Verdickung des Ektoderms ist ungefähr in derselben Ausdehnung zu verfolgen wie der Mesodermwulst, und nimmt wie dieser nach vorn und hinten an Mächtigkeit ab: am ansehnlichsten ist sie in der Höhe des Pankreas. Wie die weitere Entwicklung lehrt, stellen Mesodermwulst und Ektodermverdickung die erste Anlage der Brustflosse dar. Von einer Bauchflosse ist in diesem Stadium noch keine Spur zu sehen.

Von der visceralen Seitenplatte ist wenig Neues zu berichten. Die Spiralklappe (*spf*) tritt an der rechten Seite des Pankreas jetzt etwas schärfer hervor als früher und stellt keine einfache Längs-

falte mehr dar, sondern zeigt bereits eine spiralgige Windung. Unmittelbar hinter dem Pankreas liegt sie rein dorsal, tritt dann an die linke Seite des hier ventralwärts noch offenen Darmes, bleibt in dieser Lage auch noch eine Strecke hinter der hinteren Darmpforte, wendet sich darauf allmählich an die ventrale Seite und schiebt sich schließlich sogar noch etwas an der rechten Seite des Darmrohres empor. Sie beschreibt also bei Embryonen von ungefähr 74 Urvirbeln eine volle Spiraltour. Ihre weitere Ausbildung macht sehr rasche Fortschritte; schon bei einem Embryo mit 83, und eben so bei einem solchen mit 87 Urvirbeln macht die Falte $2\frac{1}{2}$ Umgänge. Es scheint, dass dabei das Entodermrohr des Darmes selbst um seine Längsachse gedreht wird, dass also die Umbildung der Längsfalte in die Spiralklappe nicht lediglich darauf beruht, dass der Bindegewebsstrang, welcher der Falte zu Grunde liegt, sich allmählich um das Entodermrohr herumwindet. Das Entoderm ist an der Falte höher als anderwärts; überall ist es reichlich von Dotterkörnchen durchsetzt.

Die nächste Figur (Fig. 10 Taf. IV) zeigt uns einen Theil eines Querschnittes durch einen Embryo mit 83 Urvirbeln. Der Schnitt führt wieder durch die Pankreasanlage (*pa*), trifft aber den Ausführungsgang nicht in seinem Lumen, sondern in seiner vorderen Wand. Er zeigt zunächst wieder an der medialen Seite der Hautmuskelpalte den Querschnitt eines sympathischen Ganglions (*sy.g*), ferner den WOLFF'schen Gang und über demselben und an seiner medialen Seite ein Urnierenkanälchen, das aber hier nicht voll getroffen ist. Die Proliferationszone der Somatopleura (*ew*) hat an Mächtigkeit und Ausdehnung sehr beträchtlich gewonnen und geht nach der Seite in eine Spitze aus, die in eine Falte des Ektoderms (*ef*) hineinragt. Diese Ektodermfalte zeigt sehr charakteristische Verhältnisse; sie besteht aus einer tiefen Lage hoher Cylinderzellen und einer oberflächlichen von mehr kubischen oder kurzprismatischen Elementen. Von der Höhe dieser Falte nehmen die Zellen sowohl dorsal- als ventralwärts rasch an Größe ab. Die Falte beginnt hinter dem Ösophagus, in der Gegend der Leber, nimmt ziemlich rasch an Höhe zu, zeigt ihre mächtigste Entwicklung an den Schnitten, welche das Pankreas treffen, wird dann langsam wieder niedriger, um in einiger Entfernung hinter der hinteren Darmpforte flach auszulaufen.

Der Extremitätenstummel besteht also jetzt aus zwei Theilen: aus einem Mesodermwulst und einer Ektodermfalte; der Mesoderm-

wulst entstand, wie wir gesehen haben, viel früher als die Ektodermfalte, denn wir konnten die erste Andeutung desselben schon an Embryonen mit 50—51 Urwirbeln nachweisen.

Bei Embryonen mit 83 Urwirbeln, oder vielleicht schon bei etwas jüngeren, indessen gewiss noch nicht bei solchen mit 76 Urwirbeln, beginnen die Hautmuskelpplatten der Urwirbel in den Mesodermwulst des Extremitätenstummels vorzuwachsen. Dabei schieben sich einige Zellen des Wulstes an der lateralen Seite der Hautmuskelpplatte vor, so dass diese an ihrem ventralen Ende vom Ektoderm abgedrängt wird. Dieses Abwärtswachsen der Hautmuskelpplatten ist indessen nicht bloß im Bereiche des Extremitätenstummels, sondern auch am übrigen Rumpfe leicht zu konstatiren. Es leitet sich damit ein Process ein, welcher für das Verständnis des Schichtenbaues des Wirbelthierkörpers von der allergrößten Bedeutung ist.

Das Bindegewebe des Mesodermwulstes ist um so lockerer, je näher der Leibeshöhle es gelegen ist, um so dichter, je näher der Leiste, die in die Ektodermfalte vorspringt.

Verfolgt man die Serie, der der Schnitt der Fig. 10 entnommen ist, weiter nach hinten, so sieht man, wie schon erwähnt, den Extremitätenstummel allmählich niedriger werden und schließlich ganz verschwinden; zuerst verflacht sich die Ektodermfalte und erst weiter hinten schwindet auch der Mesodermwulst. Es folgt dann eine Streeke, die von beiden nichts erkennen lässt. Einen Theil eines Schnittes aus dieser Gegend habe ich in Fig. 11 Taf. IV abgebildet. Erst weiter hinten tritt wieder ein Mesodermwulst und fast gleichzeitig auch eine Ektodermverdickung auf; eine Ektodermfalte ist aber zu dieser Zeit hier noch nicht vorhanden. Mesodermwulst und Ektodermverdickung kennzeichnen die Stelle des hinteren Extremitätenstummels (Fig. 12 Taf. IV). Die Hautmuskelpplatten der Urwirbel reichen hier noch nicht in den Mesodermwulst hinein. Wesentlich dieselben Bilder zeigt auch eine Serie durch einen Embryo mit 87 Urwirbeln. Der Mesodermwulst des hinteren Extremitätenstummels scheint etwas mehr ventralwärts zu liegen als der des vorderen; doch ist zu bedenken, dass der vordere über dem Dotterstiel, der hintere weit hinter demselben gelegen ist.

Aus dem Gesagten geht hervor, dass eine kontinuierliche Extremitätenleiste bei *Pristiurusembryonen* von 83—87 Urwirbeln — den jüngsten, bei denen ich mit Sicherheit eine Andeutung eines hinteren Extremitätenstummels erkennen kann — nicht existirt. Die Anlagen der beiden Extremitäten sind hier von allem Anfang an von einander

getrennt und zwischen beiden ist weder ein Mesodermwulst, noch eine Ektodermfalte, noch auch eine Ektodermverdickung nachzuweisen. Diese Angaben beziehen sich indessen ausschließlich auf *Pristiurus* und lassen eine Verallgemeinerung nicht zu. Wie später noch ausführlich erörtert werden soll, besteht nämlich bei *Torpedo* in der That, wie BALFOUR zuerst gezeigt hat, während einer allerdings kurzen Zeit eine kontinuierliche Ektodermfalte, und es schließt sich also hier in einem bestimmten Stadium die Anlage der Bauchflosse unmittelbar an die der Brustflosse an.

Die nächstälteren Embryonen, die ich der Beschreibung zu Grunde lege, hatten 94—97 Urwirbel. Bei Embryonen dieses Alters sind alle sechs Kiemenfurchen durchgebrochen und es ist also damit die definitive Zahl von Kiemenspalten erreicht. An einem Embryo mit ungefähr 94 Urwirbeln konnte ich bei der Totalbetrachtung am sechsten Kiemenbogen noch kein Kiemenknötchen sehen; eben so wenig an einer Horizontalschnittserie durch einen Embryo mit 95 Urwirbeln; doch ist an dieser schon ein kleines Knötchen am Hinterrande des ersten Bogens, also die erste Anlage der Spritzlochkieme, zu sehen. Eben so kann man an dieser Serie mehrere Knötchen — oder vielleicht leistenförmige Erhebungen — am Vorderrande des 3., 4. und 5. Bogens sehen, welche den zum Theil zu kurzen Fäden ausgewachsenen Knötchen der vorhergehenden Bogen gegenüberstehen. An einer Sagittalschnittserie von einem Embryo mit 96—97 Urwirbeln ist gleichfalls die erste Anlage der Spritzlochkieme in Form eines Knötchens am Hinterrande des ersten Bogens, überdies aber auch eine sehr kleine Erhebung am Hinterrande des sechsten Bogens zu sehen. Das Linsenbläschen enthält zu dieser Zeit eine weite Höhle, die Zellen seiner medialen Wand beginnen zu Fasern auszuwachsen. Die Stelle, an welcher die Ablösung vom Ektoderm erfolgte, ist nicht mehr zu erkennen; das Ektoderm ist über dem Auge, wie überhaupt am ganzen Embryo, zweischichtig geworden. Die Ausbuchtungen des Gehörbläschens treten noch schärfer hervor als früher. Die Nasengrube bildet einen tiefen Sack. Der *Ramus lateralis vagi* erstreckt sich über das vordere Drittel des Rumpfes. Sein Längenwachsthum scheint indessen etwas zu variiren; ich habe mir darüber folgende Notizen gemacht: Embryo von ca. 94 Urwirbeln — der *Ramus lateralis* erstreckt sich über 13 Segmente; Embryo von ca. 95 Urwirbeln — der *Ramus lateralis* erstreckt sich über 19 Segmente; Embryo von 96—97 Urwirbeln — der *Ramus lateralis* erstreckt sich über 15 Segmente; Embryo von 100 Urwirbeln — der

Ramus lateralis erstreckt sich über 30 Segmente; endlich Embryo von 102 Urwirbeln — der Ramus lateralis erstreckt sich über 48 Segmente, reicht also schon ziemlich weit in die Schwanzregion hinein. Diese Differenzen mögen z. Th. in der Unsicherheit der Urwirbelzählungen ihren Grund haben: denn es ist schwerer, als man vielleicht meint, bei so weit entwickelten Embryonen die Urwirbel genau zu zählen. Man kann sich zwar die Arbeit wesentlich dadurch erleichtern, dass man über die gefärbten und in Nelkenöl aufgehellten Embryonen etwas Graphitstaub streut, — den man später leicht wieder entfernen kann, — aber man ist vor kleinen Irrungen doch nicht ganz geschützt. Andererseits scheint aber, wie gesagt, das Längenwachsthum des Ramus lateralis in der That kein ganz gleichmäßiges zu sein.

Von anderen Eigenthümlichkeiten dieses Stadiums hebe ich hervor, dass der Ösophagus, dessen Querschnitt früher kreisrund war, jetzt in dorsoventraler Richtung komprimirt ist; dass die Thyreoidea nur mehr durch ein paar Zellen mit dem Epithel des Bodens der Mundhöhle zusammenhängt; dass die Leber zahlreiche Schläuche getrieben hat, zwischen denen sich ein mächtiges Kapillarnetz ausbreitet, wobei aber auch jetzt noch der Stamm der linken Vena omphalomesenterica durch die ganze Leber zu verfolgen ist; und dass endlich das Pankreas stark in die Quere gezogen und sein Ausführungsgang erheblich in die Länge gestreckt und verengt ist.

Ich schließe hieran eine kurze Charakteristik eines etwas älteren Stadiums, um sodann wieder eine Beschreibung der Veränderungen des Mesoderms folgen zu lassen. Die nächst älteren Embryonen hatten mindestens 100 Urwirbel, jedoch war ich mit einer einzigen Ausnahme nicht mehr im Stande, dieselben mit Sicherheit zu zählen. Der Grund davon ist nicht bloß in der erwähnten Unsicherheit der Urwirbelzählungen überhaupt zu suchen, sondern auch darin, dass sich die Urwirbel etwas über einander schieben und die vorderen und hinteren Grenzlinien der Hautmuskelpplatten im Zickzack abgebogen werden. Eine Zeit lang kann man sich noch an die Spinalganglien halten, aber auch diese sind nicht immer und überall deutlich genug zu sehen, um der Zählung die erforderliche Sicherheit zu geben.

Bis die volle Urwirbelzahl erreicht ist, vergeht jedenfalls noch eine geraume Weile, denn die Gesamtzahl der Wirbel des erwachsenen *Pristiurus* dürfte sich auf etwa 140 stellen. An dem Skelet eines 40,5 cm langen Exemplares zähle ich 39 Rumpf- und

98 Schwanzwirbel, also zusammen 137 Segmente: an einem Skelet eines 55 cm langen Exemplares zähle ich 38 Rumpf- und 100 Schwanzwirbel, also zusammen 138 Segmente: PAUL MAYER giebt in seiner verdienstvollen Arbeit über »die unpaaren Flossen der Selachier« die Zahl der Rumpfwirbel (»ganzen« Wirbel) auf 39, die der Schwanzwirbel (»halben« Wirbel) auf 103. die Gesamtzahl also auf 142 an. Dass diese Zahl Schwankungen unterliegt, kann also kaum zweifelhaft sein; die Variationen betreffen aber sicher in weit höherem Grade die Schwanz-, als die Rumpfwirbelsäule, deren Segmentzahl ziemlich konstant sein dürfte. Von einem Embryo mit ungefähr 94 Urwirbeln habe ich notirt, dass die Zahl der Rumpfwirbel 39 betrug; demnach scheint sie schon bei so jungen Embryonen dieselbe zu sein, wie beim erwachsenen Thier. Der älteste Embryo, dessen Urwirbel ich gezählt habe, hatte 102 Segmente, und ich glaube kaum fehlzugehen, wenn ich annehme, dass auch er 39 Rumpfwirbel besessen habe: es mussten also 63 Schwanzwirbel vorhanden gewesen sein. Daraus geht aber hervor, dass die Ansicht, nach welcher je 2 Schwanzwirbel durch sekundäre Halbierung eines größeren Wirbels entstehen und nach welcher also die Selachierwirbel in »ganze« und »halbe« zu scheiden wären, den Thatsachen nicht entspricht; denn durch eine solche Halbierung müssten 126 Schwanzwirbel entstehen und das erwachsene Thier müsste mindestens 165 Segmente besitzen. Übrigens erscheint die Scheidung in »ganze« und »halbe« Wirbel auch nach der weiter unten mitgetheilten Entwicklung der Wirbelsäule unhaltbar.

Das in Rede stehende Stadium charakterisirt sich vielleicht am besten durch das Verhalten der Kopfhöhlen und der Kopfnerven. Die Kopfhöhlen beginnen sich nämlich jetzt zu verkleinern; dies gilt namentlich von der zweiten. Der Ramus ophth. superficialis major des Facialis, der bisher fast gerade nach vorn zog, beschreibt jetzt einen großen Bogen um das Auge und endigt lateralwärts von der Epiphysis in der Epidermis. Rami praetrematici sind noch an keinem Kiemenboggennerv, also auch nicht am R. hyoideus des Facialis entwickelt. Bei Embryonen dieses Stadiums finden sich am Hinterrande des Mandibularbogens regelmäßig ein bis drei kleine Knötchen; eben so trägt der Hinterrand des sechstens Bogens stets ein kleines Knötchen; am Vorderrande dieses Bogens finden sich zwei oder drei Knötchen oder Leisten.

Die Veränderungen des Mesoderms während der beiden zuletzt geschilderten Stadien bestehen zwar zunächst in einer Weiterführung

der bisher beschriebenen Processe und dabei wieder vor Allem in einer weiteren Ausbildung der Binde-substanzen, immerhin kommen aber auch einige Neuerungen in Betracht. Es wurde früher bemerkt, dass bei *Pristiurus*-Embryonen mit 53 und auch noch bei solchen mit 57 Urwirbeln die Somatopleura zwischen den Anlagen der vorderen und hinteren Extremität eine Strecke weit noch den Charakter eines einschichtigen Epithels besitzt, dass also zu dieser Zeit ein einheitlicher, die Anlagen beider Extremitäten verbindender Mesodermwulst nicht existirt. Dies hat sich aber schon bei Embryonen mit ungefähr 94 Urwirbeln geändert: die Somatopleura hat auch in der erwähnten Strecke zu proliferiren begonnen, und wenn auch der Mesodermwulst hier viel niedriger ist, als in den Extremitätenstummeln, so ist er doch unzweifelhaft vorhanden. Eigenthümlich ist dabei, dass noch durch lange Zeit fast im ganzen Mesodermwulst kein Blutgefäß zu sehen ist; eine Ausnahme hiervon macht nur der jetzt schon recht ansehnliche vordere Extremitätenstummel, der an seiner Wurzel schon Blutgefäße und Nerven erkennen lässt. Das Ectoderm hat sich jetzt auch über dem Mesodermwulst des hinteren Stummels zu einer kurzen, aber dicken Falte erhoben. Die Hautmuskelpplatten sind vorn schon tief in den Mesodermwulst hineingewachsen, während sie hinten nur eben bis zur oberen Grenze desselben herabreichen. Damit steht im Zusammenhang, dass die Urnierengänge jetzt überall lateralwärts von den Hautmuskelpplatten der Urwirbel bedeckt werden.

Die *Membrana reuniens dorsalis*, die, wie wir gesehen haben, aus der dorsalen Verschmelzung der beiderseitigen Sklerotome entstanden ist, hat von der Zeit ihrer ersten Entstehung an stetig an Dicke zugenommen und ist namentlich in der hinteren Körperhälfte, unterhalb des dorsalen Flossensaumes, von ansehnlicher Mächtigkeit.

Embryonen des zweiten der zuletzt charakterisirten Stadien zeigen zunächst nur eine geringe Weiterbildung der soeben beschriebenen Verhältnisse. Jedoch giebt sich jetzt deutlicher als im vorhergehenden Stadium der Beginn eines für das Verständnis der Genese der Binde-substanzen wichtigen Vorganges zu erkennen. Schon im vorhergehenden Stadium kann man im vorderen Drittel des Rumpfes eine Verdickung der äußeren Lamelle der Hautmuskelpplatte wahrnehmen: doch ist dieselbe noch so wenig ausgesprochen, dass man sie, wenn man nicht durch die Beobachtung späterer Stadien darauf aufmerksam geworden ist, leicht übersehen kann: ich bin daher auch nicht auf eine Beschreibung dieser Erscheinung eingegangen. Deutlicher kommt

sie jetzt zum Vorschein. An den Schnitten, welche durch das vordere Drittel des Rumpfes gelegt sind, sieht man nämlich, dass die äußere Lamelle der Hautmuskelpatte nicht mehr, wie in früheren Stadien, eine einfache Schicht von Cylinderzellen bildet, sondern dass sie etwa in halber Höhe des Embryo mehrschichtig geworden ist; vielleicht ist dieser Ausdruck nicht ganz zutreffend; vielleicht wäre es richtiger, zu sagen, dass die Zellkerne dieser Lamelle nicht mehr, wie bisher, in einfacher Reihe neben einander stehen. Mehrschichtig kann man die Lamelle wohl desshalb nicht nennen, weil sie, sowie sie anfängt dicker zu werden, auch sofort ihren epithelialen Charakter verliert. Wie gesagt, tritt diese Verdickung zuerst an einer ganz bestimmten Stelle der Hautmuskelpatte auf; dorsal und ventral davon ist der epitheliale Charakter der äußeren Lamelle noch eben so gewahrt, wie früher. Mit dieser Verdickung der äußeren Lamelle leitet sich die Bildung neuer Bindegewebsmassen ein, die an dem Aufbau der Cutis und des subcutanen Bindegewebes einen hervorragenden Antheil nehmen; man darf daher die äußere Lamelle der Hautmuskelpatte wohl als Cutislamelle des Urwirbels bezeichnen. Das dermale Bindegewebe, wie wir die aus ihr hervorgehende Binde substanz nennen wollen, unterscheidet sich nun zwar in Beziehung auf den Ort seines Entstehens, nicht aber in seinen histologischen Eigenschaften von den anderen Arten embryonalen Bindegewebes. Höchstens in so fern könnte man einen Unterschied gegenüber dem visceralen Bindegewebe konstatiren, als es, wenigstens Anfangs, merklich dichter gewebt ist als dieses; aber auch das gilt nicht so ganz ohne Einschränkung. Das die Extremitätenstummel erfüllende viscereale Bindegewebe ist eben so dicht und seine Zellen liegen eben so knapp an einander, wie beim dermalen Bindegewebe.

An dem abgebildeten Schnitte (Fig. 1 Taf. V) ist leicht zu sehen, wie weit die Hautmuskelpatten ventralwärts gewachsen sind; sie stellen lange, schmale Bänder dar, deren Breite der Länge der Urwirbel entspricht. Ähnliche Veränderungen wie die Cutislamelle zeigt auch die Muskellamelle; auch sie hat ihren ursprünglichen Epithelcharakter verloren, die typische Lagerung der Kerne ist verschwunden und in der Höhe der Chorda ist sie zu einer Platte von erheblicher Dicke geworden; von hier nimmt sie sowohl gegen den Rücken, als gegen den Bauch an Dicke allmählich ab und wird schließlich wieder zu einem einschichtigen Epithel, in welchem auch bald die Fibrillen verschwinden. Es ist von Interesse, dass die Muskellamelle den höchsten Grad der Ausbildung dort zeigt, wo die

ersten Muskelfibrillen aufgetreten sind; zugleich aber auch dort, wo auch später und noch beim erwachsenen Thier die Seitenrumpfmuskelmasse die mächtigste Entfaltung zeigt. An der dicksten Stelle der Muskelplatte zeigen sich mehrfache Einkerbungen, welche eine Gliederung in einzelne Stücke einzuleiten scheinen.

Die wenigsten Veränderungen zeigt das Sklerotom: nur in unmittelbarer Umgebung der Chorda ist es etwas dichter und seine Zellen sind etwas flacher als früher. Die Chorda selbst hat ihr Aussehen zunächst in so fern etwas geändert, als sie an der Oberfläche eine dünne, stark lichtbrechende Tunica propria zur Ausbildung gebracht hat, sodann auch in so fern, als ihre ziemlich zahlreichen Kerne weitaus zum größten Theil nach der Oberfläche gerückt sind. Dadurch gewinnt es fast den Anschein, als hätten sich diese Zellen zu einem, der Innenfläche der Tunica propria anliegenden Epithel geordnet; und in der That ist auch wiederholt von einem solchen Chordaepithel gesprochen worden. Am lockersten ist das Sklerotom über den hinteren Kardinalvenen, also dort, wo auch schon in früheren Stadien das Gewebe am lockersten war.

Viel schöner und klarer als an *Pristiurusembryonen* sind die Umbildungen der Cutislamelle an den Embryonen von *Torpedo ocellata* und *marmorata* zu verfolgen, und hätte ich nicht von daher schon Kenntnis des Processes gehabt, so würde ich ihn vielleicht bei *Pristiurus* übersehen haben. Ich habe es daher für angezeigt gehalten, auch einige Querschnittsbilder von *Torpedo ocellata* mitzutheilen. Fig. 2 Taf. V zeigt uns die Hälfte eines Querschnittes durch einen solchen Embryo, der in Beziehung auf die Gesamthöhe seiner Entwicklung zwar im Allgemeinen dem zuletzt geschilderten *Pristiurusembryo* entsprach, aber doch von ihm mehrfache interessante Unterschiede aufwies. Einen Ramus lateralis konnte ich an diesem Embryo noch nicht nachweisen, eben so wenig eine Andeutung einer Spritzlochkieme, obwohl schon alle sechs Kiemenfurchen durchgebrochen waren und der letzte Bogen schon ein Kiemenknötchen trug; auch hatte die Leber weniger Schläuche als bei *Pristiurus*: andererseits aber war das Sklerotom und vielleicht das gesamte Bindegewebe besser ausgebildet, und namentlich fiel es auf, dass die Brustflosse viel größer war als bei *Pristiurusembryonen* korrespondirenden Alters. Der abgebildete Schnitt trifft die schlitzförmige Ausmündungsstelle des Ductus pancreaticus (*dp*) und rechts davon den Anfang der Spiralklappe (*sp.f*): er zeigt ferner den Schiefschnitt der Dotterarterie (*av*) und das mächtige Lumen der vereinigten Dotter-

und Subintestinalvene (*rv*): er zeigt endlich in Beziehung auf das Mesoderm das Sklerotom wohl entwickelt, in der Höhe der Chorda am dichtesten, über der Kardinalvene neben der Aorta am lockersten gewebt; die Membrana reuniens dorsalis dicker als bei *Pristiurus*. Mit Rücksicht auf die Seitenplatten ist namentlich das Verhalten des Leibeshöhlenepithels hervorzuheben, das am Mesenterium am dicksten ist und in der dorsalen Cölomwand unterhalb der Kardinalvenen einzelne größere Zellen mit runden Kernen enthält, die indessen nicht mit Urkeimzellen verwechselt werden dürfen. Im Brustflossensstummel ist das viscereale Bindegewebe zu einer mächtigen Masse herangewachsen, die, wie bei *Pristiurus*, gegen den freien Rand der Extremität am dichtesten gewebt ist. In diese Zellmasse ragt von oben die Hautmuskelpatte hinein, die an dem abgebildeten Schnitte mit einer knopfförmigen Verdickung, einer Muskelknospe (*mk*), endigt. Die Hautmuskelpatte selbst zeigt an ihrem dorsalen Ende die bekannten zwei in einander umbiegenden Lamellen, beide vom Charakter einschichtiger Epithelien. Dieses dorsale Ende habe ich von einem benachbarten Schnitte durch denselben Embryo, in Fig. 3, bei stärkerer Vergrößerung gezeichnet. Man sieht hier sehr deutlich, wie die Cutislamelle allmählich ihren Charakter ändert und das Epithel aufgelöst wird. Am unteren Ende des abgebildeten Schnittes (bei *cu'*) ist die Cutislamelle drei Zellen dick, am oberen Ende, wo sie noch ihren epithelialen Charakter besitzt, besteht sie nur aus einer einzigen Lage von Cylinderzellen (*cu*); dort sind die Zellkerne klein und rundlich, hier groß und oval, mit ihrer Längsachse senkrecht gegen die Oberfläche gestellt.

Die Auflösung der Cutislamelle schreitet von dem Orte, wo sie begonnen hat, dorsal- und ventralwärts allmählich weiter, und zwar scheint auch in dieser Beziehung der Process bei *Torpedo* rascher abzulaufen als bei *Pristiurus*. Fig. 4 Taf. V zeigt uns das dorsale Ende der Hautmuskelpatte eines *Torpedo*embryo, dessen Körperform schon den Habitus des erwachsenen Thieres erkennen ließ. Vergleichen wir diese Figur mit der vorhergehenden, so fällt uns zunächst auf, dass die Hautmuskelpatte durch eine drei bis vier Zellen dicke Schicht embryonalen Bindegewebes vom Ektoderm abgedrängt ist. Dieses Bindegewebe geht nach unten kontinuierlich in das Bindegewebe über, das durch die Auflösung der Cutislamelle entstanden ist und verdankt sicherlich zum Theil dieser Lamelle die Entstehung; andererseits geht es nach oben kontinuierlich in das Gewebe der Membrana reuniens dorsalis über, das dem Sklerotom seinen Ursprung

verdankt, und wir sehen also, dass am dorsalen Ende der Hautmuskelpatte zwei, in Beziehung auf den Ort und die Art ihrer Entstehung verschiedene Bindegewebsmassen ganz unmerklich und ohne Grenze in einander übergehen. Ein Vergleich der Fig. 3 und 4 lehrt auch, dass die Auflösung der Cutislamelle schon erheblich weiter gegen die dorsale Kante der Platte vorgeschritten ist; es kommt dabei noch in Betracht, dass die Fig. 4 bei schwächerer Vergrößerung gezeichnet ist als die Fig. 3. Wann die Auflösung die Umschlagskante erreicht, kann ich nicht angeben: bei den ältesten von mir bisher untersuchten Torpedoembryonen, welche eine Länge von 24, eine größte Breite von 8,8 mm (nach Platinchloridhärtung) hatten, war die Cutislamelle schon vollständig aufgelöst und von einer dorsalen Kante nichts mehr zu sehen: die nächstjüngeren zeigten das in Fig. 4 abgebildete Verhalten.

Ich kehre nun wieder zu *Pristiurus* zurück, verzichte aber darauf, eine Charakteristik älterer Stadien zu geben: jedoch will ich erwähnen, dass die ältesten bisher besprochenen Embryonen eine Länge von etwa 15 mm (nach Pikrinsäure-Sublimathärtung) hatten und dass ich bis zu Embryonen von 33—34 mm Länge eine kontinuierliche Serie von Stadien untersucht habe. Überdies habe ich drei Embryonen von *Seyllium canicula* von einer Länge von 41 bez. 53 und 61 mm Körperlänge (Sublimathärtung) untersucht und darf mir daher wohl auch ein Urtheil über die späteren Umbildungen der Hautmuskelpplatten und des Mesoderms überhaupt erlauben.

Wie erwähnt, schieben sich die Hautmuskelpplatten der Urwirbel allmählich in der seitlichen Leibeswand ventralwärts vor. Sie treiben, bald nachdem sie in den Mesodermwulst der Extremitätenanlagen hineingewachsen sind, die von BALFOUR entdeckten, von DOHRN genauer untersuchten Muskelknospen. Diese lösen sich später von den ventralen Enden der Platten ab und erfahren dann weitere Umbildungen, die für den Aufbau der Flossen von großer Wichtigkeit sind. In ähnlicher Weise wie in den Extremitätenanlagen, treiben die Hautmuskelpplatten auch in der zwischen diesen gelegenen Strecke Knospen, die indessen bald nach ihrer Ablösung der Degeneration anheimfallen. Auf alle diese Processe soll später noch genau eingegangen werden. Hier will ich nur die Art, wie sich die Platten der ventralen Mittellinie nähern, beschreiben und dabei auf die Detailverhältnisse, die durch die Bildung der Muskelknospen bedingt sind, keine Rücksicht nehmen; auch soll zunächst nur die zwischen Brust- und Bauchflosse gelegene Strecke in Betracht kommen.

Fig. 5 stellt einen Theil eines Querschnittes durch einen *Pristiurusembryo* von 22—23 mm Körperlänge dar; der Schnitt ist ungefähr gleich weit von Brust- und Bauchflosse durch den Embryo gelegt; er ist bei derselben Vergrößerung wie der Schnitt der Fig. 1 gezeichnet. *vm* giebt die ventrale Mittellinie an und man sieht, wie weit sich die Hautmuskelpplatten in der seitlichen Bauchwand vorgeschoben haben. An ihrem unteren Ende bieten die Platten einen mehr indifferenten Charakter, gerade so wie nach dem früher Gesagten auch am oberen Ende: sie bestehen aus zwei einschichtigen Epithellamellen ohne jegliche Spur einer Differenzirung. Erst in einiger Entfernung von dem unteren Ende treten in den Zellen der inneren Lamelle Muskelfibrillen auf, und noch etwas höher oben (auf der Figur nicht mehr gezeichnet) löst sich die äußere Lamelle in Bindegewebe auf. An guten, mit Platinechlorid-Pikrinsäure konservirten Präparaten von Embryonen dieses Stadiums kann man deutlich sehen, dass die Fibrillenbildung ausschließlich auf die innere Lamelle beschränkt ist: von älteren Embryonen besitze ich nur solche, die mit Pikrinsäure-Sublimat konservirt waren, einen einzigen ausgenommen, der aber in der Entwicklung schon so weit vorgeschritten war, dass er für die vorliegende Frage nicht mehr in Betracht kommen kann. Wenn nun auch die in Pikrinsäure-Sublimat konservirten Embryonen in Beziehung auf das Schicksal der lateralen Lamelle der Hautmuskelpplatte keinen so sicheren Schluss zuzulassen scheinen, wie die in Platinechlorid-Pikrinsäure konservirten, so möchte ich doch betonen, dass ich an meinen Präparaten nichts gesehen habe, was sich zu Gunsten der Vermuthung BALFOUR's oder der Angaben ZIEGLER's und VAN WIJHE's deuten ließe, nach denen auch die laterale Lamelle an der Bildung der Seitenrumpfmuskulatur theilhaftig sein soll. In Anbetracht der Wichtigkeit des Gegenstandes ist es sehr zu bedauern, dass weder ZIEGLER noch VAN WIJHE Abbildungen mitgetheilt haben, welche die Richtigkeit ihrer Angaben zu beweisen im Stande wären.

Beide Forscher haben ihre Untersuchungen an Embryonen angestellt, die in concentrirter wässriger Sublimatlösung konservirt waren; diese macht aber, wie ich mich selbst wiederholt überzeugt habe, die Embryonen sehr viel mehr schrumpfen, als die von mir gewöhnlich verwendeten Konservierungsflüssigkeiten. Wenn ich nun schon meinen eigenen Präparaten in der vorliegenden Frage nicht die nöthige Beweiskraft zuerkenne, so kann ich dies um so weniger

mit Präparaten, die nach viel weniger schonenden Methoden hergestellt waren.

So unwahrscheinlich mir also auch nach dem Gesagten die Betheiligung der Cutislamelle an dem Aufbau der Seitenrumpfmuskulatur erscheint, so kann ich doch das Gegentheil nicht streng beweisen. Sollte sich in der That eine solche Betheiligung mit geeigneten Methoden nachweisen lassen, so könnte sie jedenfalls nur eine ganz geringfügige sein. Nicht unerwähnt möchte ich aber lassen, dass meine Präparate von Torpedoembryonen mit aller Entschiedenheit gegen die Annahme ZIEGLER's und VAN WIJHE's zu sprechen scheinen.

Die Hautmuskelpplatten wachsen, wie man aus Fig. 5 ersieht, in der Weise in das viscerele Bindegewebe der seitlichen Bauchwand hinein, dass sie ungefähr gleich weit vom Ektoderm, wie vom Epithel der Leibeshöhle entfernt bleiben. Daraus scheint mir aber auch hervorzugehen, dass die Cutis an der Bauchseite größtentheils dem Bindegewebe der parietalen Seitenplatten entstammt. Zuweilen weichen die beiden Blätter der Hautmuskelpplatten an der ventralen Umschlagsstelle etwas aus einander und umschließen hier einen kleinen Hohlraum.

Die Figuren 6 und 7 zeigen uns weitere Stadien des Herabbrückens der Hautmuskelpplatten. Fig. 6 ist einer Serie durch einen Embryo von 27 mm Länge, Fig. 7 einer solchen durch einen 31 mm langen Embryo entnommen; beide Schnitte sind ungefähr in der Mitte zwischen Brust- und Bauchflosse durch die Embryonen gelegt. Die Abstände der beiderseitigen Platten sind in den verschiedenen Körperregionen verschieden; an dem erwähnten Embryo von 27 mm Länge war der Abstand am distalen Abschnitte der Kiemenregion vor dem Dotterstiel geringer, als in der Höhe des Dotterstieles selbst und der Brustflosse; hinter der Brustflosse wurde der Abstand wieder erheblich geringer, vergrößerte sich dann etwas in der Mitte zwischen Brust- und Bauchflosse, nahm darauf vor der Bauchflosse wieder etwas ab, um nun bis in die Höhe der Kloake sehr bedeutend zuzunehmen; von hier an verringerte er sich sehr rasch wieder und zeigte am Schwanz die geringste Länge. Ganz Ähnliches hat sich auch aus Messungen an einem etwas älteren Embryo ergeben, nur waren hier die Abstände durchwegs kleiner. Im Ganzen dürfen wir sagen, dass der Abstand der ventralen Ränder der Hautmuskelpplatten in der Höhe des Dotterstieles und der Kloake am größten ist.

Die Fibrillenbildung schreitet in der medialen Lamelle rasch vorwärts; sie reicht in Fig. 6 weiter gegen den Umschlagsrand, als

in Fig. 5. und in Fig. 7 hat sie den Umschlagsrand fast erreicht. Der Embryo, dem die letztere Figur entnommen ist, war einer der ältesten, der überhaupt noch am Rande die zwei Lamellen der Hautmuskelpatte zeigte. An einem nur um ein Geringes älteren Embryo, einem solchen von 33—31 mm Länge, war weder vom Umschlagsrand, noch von der äußeren Lamelle etwas mehr zu sehen; die innere Lamelle war vollständig in die Bildung der Muskulatur eingegangen. So sehr sich aber auch die Ränder der beiderseitigen Platten einander nähern, so kommt es doch zu keiner Verschmelzung; sie bleiben stets durch eine, in späteren Stadien allerdings sehr schmale Bindegewebsplatte von einander getrennt. Unterhalb dieser Platte, also genau in der Medianlinie der vorderen Bauchwand, verläuft eine Vene, die schon in dem Stadium, welchem die Fig. 7 entnommen ist, deutlich erkennbar ist.

Die dorsalen Ränder der Hautmuskelpplatten wachsen gleichfalls auf einander zu, jedoch, wie mir scheint, weniger rasch, als die ventralen (vgl. Fig. 8 von einem 25,3 mm langen Embryo). Auch sie kommen nicht zur Verschmelzung, sondern bleiben durch ein Bindegewebsseptum, das mit den dorsalen Bogen, den Intercalarstücken und oberen Schlussstücken zusammenhängt, von einander getrennt. Auf die sogenannten dorsalen Muskelknospen gehe ich hier nicht näher ein.

Es wurde schon früher erwähnt, dass, sobald einmal die Muskelpplatten eine gewisse Dicke erreicht haben, sich an ihren Flächen Einkerbungen bemerkbar machen, in welche, wie es scheint, alsbald Bindegewebe vordringt, so dass nun der einheitliche Charakter des Gewebes aufgehoben wird. Von viel größerem morphologischen Interesse als dieses Durchwachsenwerden des Muskels von Seiten des Bindegewebes ist die Scheidung der bisher einfachen Muskulatur in eine epiaxonische und hypaxonische. Diese Scheidung vollzieht sich etwa bei Embryonen von 25 mm Länge; die ersten Anfänge derselben lassen sich indessen in viel frühere Stadien zurückverfolgen. Die Scheidung beginnt damit, dass die bis dahin einfache Muskelpplatte von der lateralen Seite her eingeknickt wird. Diese Einknickung geht Hand in Hand mit dem Tieferücken des Seitenastes des Vagus und man bekommt unwillkürlich den Eindruck, als wäre dieses Tieferücken ein bedingendes Moment für die Scheidung der Muskulatur; doch ist dieser Eindruck, wie die vergleichende Anatomie lehrt, sicherlich ein trügerischer. Denn bei vielen Knochenfischen und Amphibien liegt der Ramus lateralis vagi ganz oberflächlich

unter der Haut, und doch findet sich hier dieselbe Scheidung zwischen dorsaler und ventraler Muskulatur, wie bei den Selachiern.

Da weiter unten noch von den wichtigen topographischen Beziehungen des Ramus lateralis zu dem horizontalen, die epiaxonische und hypaxonische Muskulatur scheidenden Muskelseptum die Rede sein wird, muss ich hier in Kürze auf das erwähnte Tieferücken des genannten Nerven eingehen. Wie bereits bemerkt, steht dieser Nerv Anfangs so innig mit der Epidermis in Verbindung, dass man sich versucht fühlt, ihn, wie dies in der That von mehreren Autoren geschehen ist, aus der Epidermis entstehen zu lassen. Allmählich löst er sich aber von der Epidermis los, bleibt jedoch noch dicht unter ihr liegen; er ist jetzt in eine Grube oder Rinne des unterliegenden Bindegewebes eingesenkt. Bald darauf wächst das Bindegewebe über dem Nerv zusammen und hüllt ihn vollständig ein. Hand in Hand damit wird die Muskellamelle des Urvirbels von außen her eingeknickt und in dem Knickungswinkel liegt, ringsum von Bindegewebe umschlossen, der Nerv. Bei Embryonen von 19—20 mm Länge ist der Nerv in der Höhe der Brustflosse schon völlig von Bindegewebe eingehüllt, in der Höhe der Bauchflosse aber noch dicht unter der Epidermis gelagert, doch weniger innig mit dieser als mit dem darunter liegenden Bindegewebe in Zusammenhang. Bei Embryonen von 22,5 mm Länge ist die Bindegewebslage, welche ihn in der Höhe der Brustflosse vom Ektoderm trennt, vier bis fünf Zellen dick, wird nach hinten allmählich dünner und ist in der Höhe der Kloake nur zwei bis drei, und darüber hinaus nur ein bis zwei Zellen dick. Die Einknickung der Muskelplatte ist in diesem Stadium vorn erheblich tiefer als hinten. Bei Embryonen von 25,3 mm Länge ist die Scheidung in dorsale und ventrale Muskulatur im ganzen Bereiche des Rumpfes vollzogen; der Ramus lateralis verläuft zwischen den beiden Muskelgruppen und liegt dabei der Chorda viel näher als der äußeren Körperoberfläche¹. Die Muskulatur nimmt, während sich die Scheidung vollzieht, an Mächtigkeit immer mehr zu.

¹ Bei Embryonen von *Seyllium canicula* von 41 und 53 mm Länge liegt der R. lat. ungefähr in der Mitte zwischen Haut und Wirbelsäule, oder selbst jener näher, als dieser.

Es erübrigt jetzt noch, einige Worte über die weiteren Schicksale des Sklerotoms und die erste Entwicklung der Wirbelsäule und der Rippen zu sagen. Die ausführlichsten Untersuchungen, die wir darüber aus neuerer Zeit besitzen, stammen von GOETTE und sind an einem reichhaltigen Material von älteren Embryonen ausgeführt worden; von jüngeren Embryonen standen ihm aber nur wenige zu Gebote, und daraus mögen sich die Differenzen erklären, die zwischen seinen und meinen Befunden bestehen. Einige wichtige Angaben über die erste Entwicklung der Wirbelsäule und der Rippen finden sich auch in BALFOUR's Monographie und meine Befunde stimmen mit diesen, so weit sie sich auf die Wirbelsäule beziehen, der Hauptsache nach überein. Mein Material war, was frühe Stadien betrifft, sehr viel reichhaltiger als dasjenige GOETTE's und dürfte auch hinter dem BALFOUR's nicht zurückstehen; von älteren Embryonen habe ich aber, wie erwähnt, nur drei Seyllien untersucht.

In dem Stadium, in welchem wir das Sklerotom verlassen haben, war das Gewebe desselben in der Umgebung der Chorda etwas dichter als anderwärts; am lockersten war es über den Cardinalvenen. Nach einiger Zeit ändert sich das Querschnittsbild zunächst dadurch, dass das Gewebe, welches die Chorda umgiebt, an vier Stellen eine größere Dichtigkeit annimmt; zwei von diesen Stellen sind dorsal, zwei ventral gelegen (man vgl. die Fig. 10 Taf. V, welche aber einem späteren Stadium entspricht). Die dorsalen Zellmassen haben einen ungefähr dreieckigen, die ventralen einen sichelförmigen Querschnitt; jene sind mächtiger als diese. Fig. 9 zeigt uns die linke dorsale Zellmasse des in Rede stehenden Stadiums bei stärkerer Vergrößerung; der Embryo, dem der Schnitt entnommen ist, hatte eine Länge von 19 mm. Unmittelbar auf der äußeren Oberfläche der jetzt erheblich dickeren Tunica propria chordae (Elastica interna KÖLLIKER, Limitans interna GEGENBAUR) liegt eine einfache Schicht von Zellen, deren Kerne sich in der Regel etwas stärker färben als die Kerne der übrigen Zellen des Sklerotoms. Diese Zellen sind am flachsten an denjenigen Stellen der Peripherie der Chorda, welche zwischen den erwähnten Zellanhäufungen liegen; sie sind also rechts und links, dann unter dem Medullarrohr und über der Aorta flacher, als unter den dorsolateralen und ventrolateralen Zellmassen. Von diesen sind sie durchaus nicht scharf geschieden, und nur die etwas intensivere Färbung lässt gewöhnlich diese Schicht als etwas Besonderes erkennen. Fertigt man Horizontal- oder Sagittalschnitte durch Embryonen dieses oder selbst

noch eines etwas älteren Stadiums an, so kann man sich leicht überzeugen, dass sowohl die dorsalen, auf dem Querschnitte dreieckigen, als die ventralen, auf dem Querschnitte sichelförmigen Zellmassen langgezogene, kontinuierliche Stränge oder Leisten bilden, denen keine Segmentirung zukommt. Dorsale und ventrale Leisten verhalten sich dabei etwas verschieden. Fig. 12 Taf. V zeigt uns einen Horizontalschnitt durch einen Embryo von 21,6 mm Länge. Rechts sieht man die Chorda (*ch*), die im dorsalen Theile getroffen ist, mit ihrer Tunica propria (Elastica interna KÖLLIKER); darauf folgt die erwähnte dorsale Leiste (*dl*), sodann die Reihe der ventralen Spinalnervenzurzel (*vw*), der Spinalganglien (*sg*) und der Intervertebralarterien (*ia*), weiter nach außen ein im Allgemeinen ziemlich lockeres Bindegewebe und endlich die Muskelsegmente (*m*), zwischen welche das Bindegewebe eine Strecke weit vordringt. Die Muskelsegmente sind in der Zeichnung nicht mehr ausgeführt. Der dorsale, der Chorda anliegende Zellstrang nun lässt an dem Schnitte schmalere und breitere Stellen erkennen; am schmalsten ist er im Bereiche der Ganglien und der ventralen Wurzeln, am breitesten hinter den Ganglien und hier geht er ohne scharfe Grenze in das lockere Bindegewebe nach außen über. Ein zweites Mal verbreitert sich der Strang nur ganz unmerklich in jedem Segmente zwischen ventraler Wurzel und Ganglion. — Geht man in der Serie weiter ventralwärts, so sieht man an den Schnitten, welche die Chorda in der Mitte ihrer Höhe treffen, außer den etwas dichter angeordneten Zellen, welche ihr unmittelbar aufliegen, ein ziemlich lockeres, gefäß- und nervenführendes Bindegewebe, das in ähnlicher Weise wie an den vorigen Schnitten zwischen die Muskelsegmente vordringt. — Noch weiter ventralwärts, an den Schnitten, welche die ventrale Längsleiste treffen, wird dieses zwischen die Muskeln eindringende Gewebe entschieden dichter, doch lässt sich keine ganz scharfe Grenze zwischen ihm und dem Gewebe der Längsleisten erkennen. In diesem von den ventralen Längsleisten zwischen die Muskeln vordringenden Gewebe entstehen später die ersten Anlagen der Rippen.

Die Querschnittsbilder, die ich von einer Serie eines 22,5 mm langen Embryo erhalten habe, unterschieden sich nicht wesentlich von den Bildern des früher erwähnten Embryo von 19 mm Länge; nur sind die dorsalen und ventralen Längsleisten etwas mächtiger und die hellen Zwischenräume zwischen den Zellen etwas größer. Erhebliche Fortschritte zeigen dagegen Embryonen von 24 und 25,3 mm Länge. Es sind das die jüngsten, an denen ich eine

Elastica externa KÖLLIKER (Limitans externa GEGENBAUR) sehen kann. Diese ungemein zarte, stark lichtbrechende Membran scheidet das der Chorda unmittelbar aufliegende Gewebe, das wir nun mit GOETTE als äußere zellige Chordascheide oder mit GEGENBAUR als Tunica skeletogena chordae bezeichnen können, von dem Gewebe der dorsalen und ventralen Längsleisten. Die Fig. 10 Taf. V giebt uns ein Bild dieser Verhältnisse bei schwacher Vergrößerung. Zwischen den dorsalen und ventralen Längsleisten, nach außen von der Elastica externa, findet sich ein aus sehr flachen Zellen bestehendes Gewebe, das sich auf die äußere Oberfläche der Leisten fortsetzt (vgl. die Figur). Wie namentlich GOETTE gezeigt hat und wie ich bestätigen kann, geht der »primäre Wirbelkörper«, d. h. der Wirbelkörper, in so fern sich an seiner Bildung nicht auch die Bogenbasen beteiligen, ausschließlich aus der Tunica skeletogena hervor, während die dorsalen und ventralen Bogen, die Intercalarstücke und der gesammte, die Bogen- und Intercalarstücke verbindende Bandapparat aus den dorsalen, bez. ventralen Längsleisten den Ursprung nehmen.

Die Tunica skeletogena und damit im Zusammenhang die Elastica externa zeigen in dem in Rede stehenden Stadium sehr eigenartige Verhältnisse. Der Abstand der Elastica externa von der interna hängt natürlich ab von der Dicke der Tunica skeletogena; diese ist aber nicht im ganzen Umfange der Chorda dieselbe; vielmehr zeigen sich Eigenthümlichkeiten, die auf jedem Schnitt der Serie genau in derselben Weise wiederkehren. Es ist nämlich der Abstand der Elastica externa von der Chorda und damit die Dicke der äußeren Chordascheide weitaus am größten an der Ventralseite der Chorda, von hier nach den Seiten, also gegen die ventralen Längsleisten, nähern sich die beiden Elasticacae, treten dann an den Seitenflächen der Chorda unmittelbar an einander, entfernen sich abermals etwas an der Basis der dorsalen Längsleisten, um sich endlich in der dorsalen Mittellinie, unter dem Medullarrohr, wieder bis zur Berührung zu nähern. An den Stellen, wo die Elastica externa der interna unmittelbar anliegt, sind natürlich zwischen beiden keine Zellen, die der äußeren Chordascheide zugerechnet werden könnten, zu sehen. Die Fig. 10 ist bei zu schwacher Vergrößerung gezeichnet, als dass diese Eigenthümlichkeiten genau hätten eingetragen werden können; sie kann also in dieser Hinsicht als halb-schematisch gelten; ich habe aber in Fig. 11 einen kleinen, ventrolateralen Theil eines solchen Querschnittes bei stärkerer Vergrößerung

gezeichnet und hier die Beziehungen der beiden *Elasticae* zu einander genau eingetragen. Rechts unten, also an der ventralen Seite der Chorda, sind die beiden Membranen weit von einander getrennt, nähern sich dann immer mehr und kommen rechts oben, also an der Seitenfläche der Chorda, in unmittelbare Berührung. Das Gewebe rechts unten stellt einen Theil der linken ventralen Längsleiste dar.

Es wäre natürlich wichtig zu erfahren, woher die *Elastica externa* stammt; obwohl nun das Stadium, in welchem ich sie zuerst nachweisen konnte, erheblich jünger war als die Stadien, in denen sie bisher gesehen wurde, kann ich doch darüber keine sichere Auskunft geben. Der Umstand, dass an den Stellen, an welchen die beiden *Elasticae* unmittelbar auf einander liegen, zwischen diesen keine der skeletogenen Scheide zuzurechnenden Zellen vorhanden sind, lässt die Vermuthung rege werden, dass die *Elastica externa* nicht der skeletogenen Scheide, sondern der dieser aufliegenden Gewebsschicht den Ursprung verdankt. —

Bei der weiteren Entwicklung werden wir also die skeletogene Scheide der Chorda und die dorsalen und ventralen Längsleisten streng aus einander zu halten haben. Aus der skeletogenen Scheide gehen die eigentlichen Wirbelkörper und die sie verbindenden Intervertebralarringe hervor; aus den dorsalen Längsleisten bilden sich, wie erwähnt, die dorsalen Bogen, die Intercalarstücke und die dieselben verbindenden Bandmassen; aus den ventralen Längsleisten endlich entstehen die ventralen Bogen der Schwanzregion und die ventralen Bogenstümpfe des Rumpfes.

Obwohl nun die Bogen und Intercalarstücke früher entstehen als die Wirbelkörper, so will ich doch zunächst eine kurze Schilderung der Weiterentwicklung der skeletogenen Scheide und ihrer Umwandlung in die Wirbelkörper und Intervertebralarringe geben.

Die skeletogene Scheide ist nach außen stets sehr scharf durch die *Elastica externa* abgegrenzt; diese nimmt allmählich an Dicke zu, so dass sie bei *Scyllium*embryonen von 41 und 53 mm Länge schon bei ganz schwachen Vergrößerungen (HARTNACK Obj. IV) deutlich wahrgenommen werden kann. Sie ist zwischen den Bogen, also rechts und links, dorsal und ventral, dicker als unterhalb der Bogenbasen und scheint hier bei älteren Embryonen nicht ganz kontinuierlich zu sein. Die skeletogene Scheide ist Anfangs nur eine Zelle dick, ja an denjenigen Stellen, wo die *Elastica externa* der *Tunica propria chordae* aufliegt, lassen sich, wie erwähnt, keine Zellkerne

zwischen den beiden elastischen Membranen nachweisen. Bald wird die Schicht dicker: bei Embryonen von 30—31 mm Länge besteht sie aus 4—5, bei Embryonen von 33—34 mm aus 6—8 Lagen von Zellen (vgl. Fig. 6, 7 und 8 Taf. VI). Sie zeigt, sowie sie dicker wird, die bekannte konzentrische Schichtung. Die Zellen, welche die skeletogene Scheide zusammensetzen, sind langgestreckte, quer um die Chorda gelegte Fasern mit stabförmigen, bei jüngeren Embryonen zuweilen wellig gebogenen Kernen (Fig. 4 Taf. VI *ts*). Ich gehe auf diese Details nicht näher ein, weil meine Resultate in dieser Hinsicht wesentlich mit denen GOETTE's übereinstimmen.

Die skeletogene Scheide zeigt durch geraume Zeit nicht die geringste Spur einer Segmentirung; selbst noch an dem Embryo, dem die Figuren 7 und 8 Taf. VI entnommen sind, einem Embryo von 33 bis 34 mm Länge, ließ sich noch keinerlei Andeutung einer Sonderung in vertebrale und intervertebrale Abschnitte erkennen. Ältere Embryonen von *Pristiurus* standen mir leider nicht zu Gebote; dagegen habe ich drei Embryonen von *Scyllium canicula* von 41 bez. 53 und 61 mm Länge untersucht und hierbei sehr interessante Resultate über die Bildung der Wirbelkörper erzielt. Vorerst möchte ich aber zum besseren Verständnis der nachfolgenden Bemerkungen in Kürze referiren, was GOETTE über den Bau von 22 cm langen *Acanthias*-embryonen mittheilt. GOETTE unterscheidet hier vertebral drei Zonen: eine Außenzone aus Hyalinknorpel, die in der Wirbelmitte am dicksten ist und gegen den vorderen und hinteren Intervertebralarbening mit scharfem Rande ausläuft; eine Mittelzone »von leicht faseriger, noch nicht verkalkter Grundsubstanz« mit langgestreckten, spindelförmigen, quer zur Längsachse des Wirbels gestellten Zellen; und eine Innenzone, die kürzer aber dicker als die beiden anderen Zonen ist und aus einem Gewebe besteht, das wieder einige Ähnlichkeit mit hyalinem Knorpel zeigt. Mittel- und Innenzone zeigen die bekannte Sanduhr- oder Doppelkegelform.

An den drei erwähnten *Scyllium*embryonen finde ich nun Folgendes. Der jüngste Embryo von 41 mm Länge, dessen skeletogene Scheide ungefähr 12 Zellen dick ist, zeigt die erste Spur von Wirbelkörpern und damit die erste Spur einer Segmentirung dieser Scheide überhaupt. An einem sagittalen Medianschnitte (Fig. 9 Taf. VI) sieht man zunächst, dass überall dort, wo ein Wirbelkörper entsteht, die skeletogene Scheide eine Knorpelanlage enthält. Diese (*az*) zeigt an einem solchen Schnitte eine plankonvexe Gestalt, und zwar ist die plane (manchmal sogar sehr schwach konvexe) Fläche nach außen gegen

die *Elastica externa*, die konvexe nach innen gewendet. Die größte Dicke einer solchen Knorpelanlage, welche der Mitte eines Wirbelkörpers entspricht, beträgt die Hälfte der Dicke der ganzen skeletogenen Scheide. Die einzelnen Knorpelanlagen stehen eben so weit von einander ab, als sie selbst lang sind, mit anderen Worten, die Intervertebralarringe sind eben so lang wie die Wirbelkörperanlagen. In histologischer Beziehung stehen die Knorpelanlagen dem Faserewebe der skeletogenen Scheide, das in den intervertebralen Segmenten noch in seiner ursprünglichen Form erhalten ist, näher, als hyalinem Knorpel. Ich habe in Fig. 12 *a* einen Theil eines Flachschnittes einer solchen Knorpelanlage gezeichnet; sie besteht aus langgestreckten, spindelförmigen, nur durch wenig Zwischensubstanz von einander getrennten Zellen, deren Kerne der Form der Zellen angepasst sind. In der That besteht der wesentliche Unterschied zwischen dem Gewebe der Knorpelanlagen und der intervertebralen Segmente darin, dass in den letzteren die früher beschriebenen Fasern außerordentlich dicht stehen, während sie im ersteren weiter von einander entfernt sind, ein Umstand, der auf Rechnung der Zunahme der Zwischensubstanz zu setzen ist. Die Zellkerne der Knorpelanlagen sind größer, haben einen kreisrunden Querschnitt (Fig. 9) und enthalten verhältnismäßig weniger Chromatin als die übrigen (vgl. Fig. 9 und 12 *a*); vielleicht ist die absolute Menge des Chromatins in beiderlei Kernen die gleiche und nur in den Knorpelanlagen auf größere Kerne vertheilt. Übrigens finden sich in den Knorpelanlagen auch einzelne schmale Fasern mit chromatinreichen Kernen (vgl. namentlich Fig. 12 *a*). Wie ein Vergleich mit den späteren Stadien lehrt, entsprechen die Knorpelanlagen den Anlagen der Außenzone GOETRE's; Mittel- und Innenzone sind noch nicht zur Ausbildung gelangt. Indessen kann man deutlich erkennen, dass das Gewebe der skeletogenen Scheide nach innen von der Anlage der Außenzone aus etwas weniger dichtgedrängten Fasern besteht, als im Bereiche der intervertebralen Segmente.

Bei dem nächst älteren *Scyllium*embryo (von 53 mm Länge) hat die Wirbelsäule schon einen etwas höheren Grad der Ausbildung erreicht (Fig. 10 Taf. VI). Die skeletogene Scheide ist dicker geworden, die Wirbelanlagen länger und im Zusammenhang damit die Intervertebralarringe kürzer. Die Außenzone ist nach jeder Richtung gewachsen, ihr Gewebe mehr dem Knorpelgewebe ähnlich, die Kerne größer, weniger in die Länge gestreckt, die Zellen durch eine reichlichere Menge von Zwischensubstanz von einander getrennt. An der

Innenseite der Außenzone sieht man eine dünne Gewebsschicht, die sich durch größere Tingirbarkeit charakterisirt, im Übrigen aber aus denselben quergestellten Fasern besteht, wie der Rest der vertebralen Abschnitte der skeletogenen Scheide und die Intervertebrallringe. Diese Schicht (*mz*) stellt die erste Anlage der Mittelzone dar; von einer hyalinknorpeligen Innenzone ist noch nichts zu sehen.

Bei dem dritten Embryo endlich (von 61 mm Länge) ist die Entwicklung schon erheblich weiter gediehen und man kann an den Wirbelkörpern schon dieselben drei Schichten unterscheiden, die GOETTE an den Wirbelkörpern älterer Embryonen findet (Fig. 11 Taf. VI). Die Vergrößerung der Wirbelkörper kommt hauptsächlich auf Rechnung des Wachsthum der Außen- und Mittelzone, während die schon deutlich knorpelige Innenzone jetzt noch an dem Aufbau des Wirbels einen untergeordneten Antheil nimmt. Die Außenzone erscheint auf einem sagittalen Medianschnitt konkav-konvex, ihr Gewebe ist deutlich knorpelig, trägt aber seine Abstammung von Faserzellen noch deutlich zur Schau; sehr lehrreich sind in dieser Hinsicht Flachschnitte (Fig. 12 *b*), welche erkennen lassen, dass der Knorpel aus einzelnen, langgestreckten Arealen besteht, deren jedes eine oder zwei Knorpelzellen enthält; sind zwei solcher Zellen innerhalb eines Areales gelegen, so dürften sie wohl als Theilprodukte einer Mutterzelle aufzufassen sein. Die größten Knorpelzellen nehmen die Mitte der Außenzone ein (vgl. Fig. 11); nach außen und innen, sowie gegen die Ränder nehmen die Zellen an Größe allmählich ab. Die Mittelzone (*mz*) hat die Länge des ganzen Wirbels, liegt in ihrer ganzen Ausdehnung der Innenfläche der Außenzone an und ist überall von der gleichen Dicke. Sie zeigt die typische Sanduhr- oder Doppelkegelform, die sie auch in späteren Stadien kennzeichnet. Ihr Gewebe besteht aus langgezogenen, quergestellten Spindelzellen und einer ziemlich reichlichen, durch ihre Tinktionsfähigkeit ausgezeichneten Zwischensubstanz. An der Innen-, namentlich aber an der Außenfläche dieser Zone zeigt die Zwischensubstanz Unebenheiten und Grübchen, in welchen die tiefsten Zellen der Außenzone und an der Innenfläche hier und da auch einzelne Faserzellen oder Zellen der Innenzone liegen. — Die Innenzone (*iz*) zeigt die geringste Ausdehnung; sie ist schon deutlich knorpelig, wenn auch die Zellen noch stark in die Quere gezogen erscheinen. Auf dem sagittalen Medianschnitte erscheint die Zone außen plan oder eben merklich konkav, innen aber stark gegen die Chorda vorgewölbt und diese selbst dadurch vertebral tief eingeschnürt. Was die

Intervertebralringe betrifft, so beträgt ihre Länge jetzt kaum den vierten Theil der Länge der Wirbelkörper.

Aus dem Gesagten geht hervor, dass die Wirbelkörper durch eine allmählich von außen nach innen fortschreitende Differenzirung der skeletogenen Scheide entstehen: zuerst bildet sich die Außenzone, darauf folgt die Mittelzone und zuletzt entsteht die Innenzone. Unwillkürlich drängt sich da die Frage auf, ob dieser Entwicklungsgang nicht vielleicht auch in phylogenetischem Sinne zu deuten sei; und ich glaube, dass sich Manches zu Gunsten einer solchen Deutung anführen lasse. Wir dürfen nur diese Erscheinung nicht außer Zusammenhang mit den übrigen Erscheinungen, die uns bei der Entwicklung des Skelettes entgegentreten, betrachten. Die gesammte Wirbelsäule entsteht von außen nach innen; lange vor dem Auftreten der Wirbelkörper bilden sich die Bogen und Interealarstücke, dann folgen die einzelnen Schichten der Wirbelkörper in der beschriebenen Art auf einander; aber lange Zeit vor dem Auftreten der Wirbelbogen entstehen vom Sklerotom aus die transversalen Muskelsepten, welche die einzelnen Muskelsegmente von einander scheiden und diesen geeignete Angriffspunkte für ihre Aktion bieten. Es drängt sich dabei der Gedanke auf, dass die Muskelsegmente zunächst zur Bildung der Muskelsepten, als der am weitesten peripheriewärts gelegenen Theile der axialen Bindesubstanzen, geführt haben, dass dann die Differenzirung centripetal fortgeschritten und in der Entwicklung der Bogen zum Ausdruck gekommen sei, und dass endlich diese selbst die Entstehung der Wirbelkörper hervorgerufen habe. —

Ich gehe nun zur Darstellung der weiteren Entwicklung der dorsalen Längsleisten über: darüber geben Sagittalschnittserien den besten Aufschluss. Ich beginne mit der Beschreibung der Bilder, welche ich von einer Sagittalschnittserie durch einen Embryo von 24 mm Länge erhalten habe. In diesem Stadium sind sowohl die dorsalen als die ventralen Längsleisten noch unsegmentirt. Ein Schnitt, seitlich von der Chorda, aber in geringer Entfernung davon, giebt das in Fig. 1 Taf. VI wiedergegebene Bild. Es sind hier die dorsalen und ventralen Spinalnervenwurzeln (*dw* und *vw*) und die Spinalganglien (*sg*) getroffen. Hinter der Stelle, wo die dorsalen Wurzeln in die Spinalganglien eintreten, und noch weiter herab, hinter den Spinalganglien selbst, ist das Bindegewebe viel dichter als an den anderen Stellen des Schnittes. Es entspricht diese Verdichtung des Bindegewebes den Verbreiterungen der dorsalen Längsleiste zwischen

Spinalganglion und Intervertebralarterie, welche wir an Horizontalschnitten eines früheren Stadiums kennen gelernt haben (s. Taf. V Fig. 12). Weiter ventralwärts (bei *rp*) sieht man eine zweite, weniger umfangreiche Stelle dichteren Bindegewebes. In diesem Gewebe kommt es später zur Entwicklung einer Rippe und es kann dasselbe medianwärts bis zur ventralen Längsleiste verfolgt werden. — Der nächste Schnitt der Serie zeigt die Ganglien nicht mehr so voll getroffen, das Gewebe hinter ihnen aber entschieden noch dichter: der zweitnächste Schnitt enthält nur mehr die medialen Anschnitte der Ganglien, und der dritte zeigt überhaupt nichts mehr von ihnen. Die Fig. 1 zeigt das sechste bis achte Ganglion; die Fig. 2 zeigt eine um drei Segmente weiter hinten gelegene Stelle des zweitnächsten Schnittes; ich habe nicht die genau der Fig. 1 korrespondirende Stelle dieses Schnittes, an der, wie erwähnt, die medialen Anschnitte der Ganglien zu sehen sind, gezeichnet, weil sich an der abgebildeten Stelle gleich mehrere Eigenthümlichkeiten auf einmal demonstrieren lassen, wozu sonst mehrere Figuren nöthig gewesen wären. Der Embryo war nämlich hier etwas zur Seite gebogen, mit der Konkavität nach links, so dass also das linke Ende der Fig. 2 von der Medianebene weiter entfernt ist als das rechte. Ich will drei Strecken an dem Schnitte beschreiben, die ich in der Figur mit *a*, *b* und *c* bezeichnet habe; die erste Strecke liegt am oberflächlichsten, die letzte am tiefsten. An allen drei Strecken erkennen wir die Kontinuität der mächtigen dorsalen (*dl*) und der schwächeren ventralen (*vl*) Längsleiste. Zwischen beiden ist in der ersten Strecke (*a*) das der Chorda unmittelbar aufliegende Gewebe des Sklerotoms, in der zweiten (*b*) das sogenannte »Chordaepithel«, d. h. die oberflächlichsten Chordazellen, in der dritten (*c*) das nach einwärts vom »Chordaepithel« gelegene, großblasige Chordagewebe zu sehen. Wenn man den Schnitt der Fig. 10 Taf. V zum Vergleiche heranzieht, so versteht man, wie es kommt, dass die beiden Längsleisten an der rechten Seite der Fig. 2 dünner erscheinen als an der linken. Zum Verständnisse des ganzen Bildes will ich noch erwähnen, dass bei *sst* der Seitenstrang des Rückenmarks angeschnitten ist, dass man ferner über und unter diesem die dorsalen und ventralen Wurzeln sieht, die alternirend aus dem Rückenmarke hervortreten; endlich sei bemerkt, dass die beiden Elasticae nur desshalb auf dem Schnitte nicht zu sehen sind, weil sie schief angeschnitten sind; auch ist die *Elastica externa* noch sehr dünn und die *interna* zu wenig lichtbrechend, um auf einem Schiefsschnitte durch dieselben erkannt werden zu können.

Aus dem Gesagten geht hervor, dass die dorsalen und ventralen Längsleisten unsegmentirte Stränge sind, dass aber die dorsalen Längsleisten in jedem Segmente hinter dem Spinalganglion eine Verbreiterung zeigen und die ventralen Längsleisten segmentweise mit querverlaufenden Bindegewebssträngen in Zusammenhang stehen, in denen, wie erwähnt und noch ausführlich gezeigt werden soll, später die Rippen entstehen.

An einer Sagittalschnittserie durch einen Embryo von 27 mm Länge sind im Wesentlichen noch die eben beschriebenen Verhältnisse zu sehen; nur sind die hinter den Spinalganglien gelegenen Verbreiterungen der dorsalen Längsleisten ansehnlicher, und überdies findet man auch deutliche Verdichtungen des Gewebes zwischen den ventralen Wurzeln der Spinalnerven und den Spinalganglien. Eine Andeutung dieser Verdichtungen, die auf Verbreiterungen der dorsalen Längsleisten zu beziehen sind, haben wir schon früher kennen gelernt.

Entschieden weiter ist die Differenzirung der dorsalen Längsleisten an einem Embryo von 28 mm Länge gediehen; hier ist es bereits zur Bildung dorsaler Bogen und Intercalarstücke gekommen. Letztere habe ich nur hinter den fünf ersten Bogen vermisst, und eben so wenig konnte ich sie hinter den zwei ersten Bogen eines 31 mm langen Embryo finden; sonst sind sie im ganzen Rumpf und, so weit ich denselben geschnitten habe, auch im Schwanz vorhanden. Das genauere Verhalten der dorsalen Bogen und Intercalarstücke zur dorsalen Längsleiste ist nun Folgendes. An einem Schnitt, welcher seitlich von der Chorda durch den Embryo geführt ist (Fig. 3 Taf. VI), sieht man hinter und über den Ganglien, an den Stellen, wo früher das verdichtete Gewebe zu sehen war, helle runde oder ovale Stellen (*ab*), deren Gewebe eine große Ähnlichkeit mit Knorpelgewebe zeigt, namentlich in so fern, als die Zellen durch eine ziemlich reichliche Menge heller Zwischensubstanz von einander geschieden sind. Es sind dies die Anlagen der dorsalen Bogen. Ich würde nicht anstehen, ihr Gewebe als Knorpelgewebe zu bezeichnen, wenn nicht das Verhalten der Grundsubstanz gegen Kochenillealaun ein anderes wäre als bei echtem hyalinen Knorpel: hier nimmt sie nämlich regelmäßig eine blass violette Farbe an, während sie bei den Anlagen der dorsalen Bogen ganz ungefärbt bleibt. Diese ungemein charakteristische Farbenreaktion des hyalinen Knorpels giebt sich selbst schon bei ganz jungem Knorpel zu erkennen: in dem in Rede stehenden Stadium z. B. nehmen die Parachordalia

schon den erwähnten Farbenton an. Hinter den Anlagen der dorsalen Bogen, in dem Winkel zwischen ventraler und dorsaler Spinalnervenzwurzel (bei *ic*) sieht man ähnliche, nur viel kleinere Knorpelanlagen: es sind dies die Anlagen der Intercalarstücke. Sie könnten in diesem Stadium wegen ihrer Kleinheit leicht übersehen werden und erscheinen bei einer Schnittdicke von 0,01 mm nur auf zwei, höchstens drei Schnitten. Verschiebt man die Serie und nähert sich der Medianebene, so verschwinden zunächst die Ganglien und die Intercalarstücke, während die Knorpelanlagen der dorsalen Bogen sich mehr und mehr vergrößern. An einem Schnitt, welcher vier Schnitte näher der Medianebene gelegen ist als der der Fig. 3, sieht man (Fig. 4 *db*) die mächtigen Bogenbasen und zwischen ihnen ein sehr dichtes Bindegewebe mit verhältnismäßig wenig Zwischensubstanz. Unter den Bogenbasen (bei *ts*) ist die skeletogene Scheide der Chorda zu sehen, die hier im Flachschnitt die Zusammensetzung aus querlaufenden Fasern deutlich erkennen lässt. Rechts und links davon, an den Enden der Zeichnung, ist das sogenannte »Chordae-epithel« angeschnitten. Ventralwärts sieht man endlich die ventralen Bogenstümpfe (*vb*) durch ein ziemlich lockeres Gewebe von einander geschieden. Geht man in der Serie noch weiter gegen die Medianebene, so werden die Bogenbasen alsbald kleiner, und vier Schnitte nach einwärts von dem zuletzt beschriebenen Schnitte sieht man, der skeletogenen Scheide (Fig. 5 *ts*) aufliegend, einen Gewebstreifen (*dl*), der sich in nichts von dem Gewebe der dorsalen Bogen unterscheidet und offenbar den noch unsegmentirten Theil der dorsalen Längsleisten vorstellt. Noch weiter gegen die Medianebene schwindet dieser Streifen alsbald.

Man kann diese Bilder nur dahin deuten, dass die dorsalen Bogen an ihren basalen Enden in kontinuierlicher Verbindung stehen; die Intercalarstücke jedoch hängen mit dem basalen Verbindungstreifen der Bogen nicht zusammen, sondern sind allseitig von dem Bindegewebe umschlossen (vgl. Fig. 3), das sie mit ihrer Umgebung, also auch mit dem erwähnten Streifen, in Zusammenhang bringt. Querschnittserien durch Embryonen dieses oder auch noch eines etwas älteren Stadiums (30—31 mm lange Embryonen) bestätigen vollkommen diese Auffassung. — Bei dem ältesten meiner *Pristiurusembryonen*, von dem ich eine Querschnittserie angefertigt habe, sind sowohl die Bogen als die Intercalarstücke größer geworden und reichen an der Seite des Rückenmarkes schon weit nach aufwärts. Bogen und Intercalarstücke bestehen jetzt aus hyalinem

Knorpel, der schon die erwähnte typische Farbenreaktion zeigt. Der erwähnte Gewebstreifen ist im Bereiche der Bogen knorpelig geworden und in die Bildung der Bogenbasen aufgegangen, unterhalb der Interealarstücke aber trägt er bindegewebigen Charakter. So sitzen also die Bogen mit ihren verbreiterten basalen Enden direkt der *Elastica externa* auf, die Interealarstücke aber sind durch Bindegewebe davon getrennt. Über dem Rückenmarke, in der derben Bindegewebsmembran, welche den dorsalen Abschluss des Wirbelkanals bildet, verläuft das elastische Längsband. — Bei dem jüngsten der früher erwähnten *Scyllium*-Embryonen ist der Wirbelkanal dorsalwärts bereits geschlossen, zwischen die dorsalen Enden der Bogen und der Interealarstücke schieben sich, mit beiden alternierend, in der von GOETTE beschriebenen Weise die dorsalen Schlussstücke ein, und über ihnen verläuft das elastische Längsband. Sowohl die Bogen als die Interealarstücke sind mit einer Knochenrinde versehen.

Von den ventralen Bogen soll weiter unten im Zusammenhang mit den Rippen berichtet werden.

Die vorstehenden Angaben bestätigen und berichtigen z. Th. die Angaben BALFOUR'S, GOETTE'S und CARTIER'S, zum Theil gehen sie über dieselben hinaus: namentlich aber lassen sie, wie ich glaube, ein klareres, übersichtlicheres Bild der Differenzirungsvorgänge gewinnen, als dies nach den bisherigen Angaben möglich war. Zunächst giebt BALFOUR eine Beschreibung der dorsalen und ventralen Längsleisten, indem er sagt: »During the stage L there appear four special concentrations of mesoblastic tissue adjoining the notochord, two of them dorsal and two of them ventral. They are not segmented, and form four ridges seated on the sides of the notochord. They are united with each other by a delicate layer of tissue and constitute the rudiments of the neural and haemal arches« (Monographie pag. 151). Diese Bemerkungen sind nur in so fern nicht richtig, als von einem Zusammenhang der Leisten wohl nicht gesprochen werden kann, da das Zwischengewebe, wie oben erwähnt wurde, sich nur auf die äußere Oberfläche der Leisten fortsetzt. BALFOUR giebt ferner an, dass die aus den dorsalen Längsleisten hervorgehenden knorpeligen Bogen an ihrer Basis Anfangs zusammenhängen. Diese Angabe erklärt sich leicht aus den oben mitgetheilten Befunden; auch sie ist nur in so fern nicht genau, als in dem betreffenden Stadium noch nicht von Knorpel, sondern nur von Knorpelanlage gesprochen werden sollte. Ich erwähne dies, weil sich daraus der Widerspruch GOETTE'S verstehen lässt. Indem er gegen BALFOUR

polemisirt, hebt er hervor, dass ein kontinuierlicher Zusammenhang der Bogenbasen einer Seite nicht existirt, dass diese vielmehr »in keiner anderen Verbindung stehen als die oberen Bogentheile, indem nur die sie innen bekleidende dichte Schicht von einem Bogen zum anderen zieht. Auch die einander gegenüber liegenden Bogen besitzen keinen unmittelbaren Zusammenhang; allerdings finde ich dort zwischen der Pia mater und der äußeren Chordascheide die von BALFOUR erwähnte dünne Membran, welche aber jederseits nicht in die Substanz der Bogen, sondern in deren innere Bekleidung überging. An ihrer Stelle liegt später der basale Theil der Dura mater. — Zwischen oberen und unteren Bogenanlagen bestand vollends gar keine Verbindung, so dass die äußere Chordascheide zur Seite der Wirbelseite noch lange bloßliegt« (pag. 497). GOETTE meint daher »ganz sicher behaupten« zu können, dass erstens eine für die äußere Chordascheide und die Wirbelbogen gemeinsame Skeletschicht nicht existirt und zweitens auch die Wirbelbogen unter sich einer solchen gemeinsamen Grundlage entbehren. Es scheint mir, dass GOETTE in manchen Punkten nur durch den Mangel an jungem Material zu irrigen Auffassungen geführt worden ist.

Bevor ich nun zur Darstellung der weiteren Ausbildung der ventralen Bogen und Bogenstümpfe und der Entwicklung der Rippen übergehe, muss ich ein paar Worte über die Muskelsepten, d. h. über die Bindegewebslamellen, welche die Muskeln von einander scheiden, vorausschicken; es wird dies eine leichtere Verständigung hinsichtlich meiner Auffassung der Rippen ermöglichen. Ich unterscheide zunächst primäre und sekundäre Muskelsepten, und theile die primären wieder in transversale und longitudinale. Die transversalen (»intersegmentale Muskelsehnen« GOETTE's), welche von allen zuerst entstehen und sich vom Gewebe des Sklerotoms aus entwickeln, sind jene, welche die einzelnen Myomeren oder Muskelsegmente von einander scheiden. Bei den longitudinalen haben wir vor Allem ein dorsales und ventrales zu unterscheiden, welche in der Medianebene die Seitenrumpfmuskulatur beider Körperhälften von einander trennen, und ein horizontales, welches sich jederseits zwischen die dorsale und ventrale oder epaxonische und hypaxonische Muskulatur einschleibt. Als sekundäre Muskelsepten bezeichne ich jene, welche die durch die primären Septen von einander geschiedenen Hauptmuskelmassen wieder in einzelne Unterabtheilungen, in Muskelindividuen, scheiden: von diesen soll hier nicht die Rede sein.

Es ist klar, dass die transversalen und horizontalen Muskelsepten sich an bestimmten Stellen schneiden müssen: in ähnlicher Weise müssen aber auch die transversalen Muskelsepten die unter dem Peritoneum gelegene, die ventrale Muskulatur von innen her bekleidende Bindegewebslamelle schneiden. An allen Durchschnitten nun kann es zur Ausbildung besonderer Skeletstücke kommen.

Was nun die ventralen Bogenbildungen betrifft, so wird es gut sein, die ventralen Bogen der Schwanzregion und die ventralen Bogenstümpfe des Rumpfes aus einander zu halten; denn wenn auch zwischen beiden durchaus kein principieller Unterschied existiert, vielmehr beide die gleiche Art der Entwicklung und die gleichen Beziehungen zu den Wirbelkörpern zeigen, wenn ferner auch beide kontinuierlich in einander übergehen, so kann doch von eigentlichen ventralen Bogen des Rumpfes bei den Selachiern nicht gesprochen werden.

Die ventralen Bogen und Bogenstümpfe entwickeln sich, wie erwähnt, in derselben Weise aus den ventralen Längsleisten, wie die dorsalen Bogen aus den dorsalen. Anfangs unsegmentiert, lassen die ventralen Längsleisten erst bei Embryonen von etwa 27 mm Länge eine Segmentierung erkennen. Bei Embryonen von 28 mm (vgl. Fig. 4 *vb* Taf. VI) treten die Bogen schon deutlicher hervor, aber erst bei Embryonen von 33—34 mm Länge ist das Gewebe deutlich knorpelig. Bei dem jüngsten der oben erwähnten Seylliumembryonen stellen die Bogenstümpfe des Rumpfes sehr ansehnliche, quergerichtete Fortsätze dar, die mit breiter Basis der *Elastica externa* aufsitzen, sich aber geweblich von den dorsalen Bogen dadurch unterscheiden, dass sie keine Knochenrinde besitzen. Eine solche kommt auch den schon geschlossenen ventralen Bogen der Schwanzregion nicht zu.

Die ersten Anlagen der Rippen sehe ich an einer Sagittalschnittserie durch einen *Pristiurus*embryo von 24 mm Länge: an diesem Embryo ist das horizontale Muskelseptum, das von außen her in die Muskelsegmente einschneidet, noch nicht vollkommen ausgebildet und hat das Sklerotom noch nicht erreicht. Die Rippenanlagen sind als Gewebsverdichtungen zu erkennen, die in den transversalen Muskelsepten an der unteren Fläche des in Bildung begriffenen horizontalen Septums liegen. Diese Gewebsverdichtungen setzen sich nach einwärts bis zu den ventralen Längsleisten fort. Am dichtesten sind sie aber nicht dort, wo sie sich an die Längsleisten ansetzen, sondern dort, wo sie den im horizontalen Muskelseptum verlaufenden *Ramus lateralis vagi* kreuzen. Ja, man hat manchmal

sowohl in diesem, als in den nächstfolgenden Stadien Mühe, die Stränge unmittelbar neben den Längsleisten als besondere Gewebsverdichtungen zu erkennen.

An einer Querschnittserie durch einen Embryo von 25,3 mm Länge, bei welchem das horizontale Muskelseptum schon vollständig ausgebildet ist, sind die Rippenanlagen gleichfalls als derbe Bindegewebsstränge kenntlich, die unterhalb des Seitenastes des Vagus nach außen und zugleich etwas nach hinten und oben ziehen. Sie sind aus Zellen zusammengesetzt, die dort, wo das Gewebe am dichtesten ist, also ventrolateral vom Ramus lateralis, im Allgemeinen senkrecht auf die Richtung der Rippenanlage stehen. Ganz ähnliche Bilder erhält man auch von älteren Embryonen, solchen von 27, 28, 30 und 31 mm Länge, nur dass das Gewebe sich schon mehr dem Knorpelgewebe nähert: eigentlich knorpelig ist es aber auch bei Embryonen von 31 mm Länge noch nicht: ja selbst bei dem ältesten meiner *Pristiurusembryonen* (von 33—34 mm Länge), wo sowohl die dorsalen als ventralen Bogen und Bogenstümpfe schon deutlich knorpelig sind, nimmt die Grundsubstanz der Rippen mit Kochenillealaun nur einen äußerst schwachen violetten Farbenton an. Bei allen diesen Embryonen ist das Gewebe, welches die Rippenanlagen mit den Bogenstümpfen verbindet, durch seine lockere Beschaffenheit sehr deutlich von jenem der Bogenstümpfe verschieden, so dass also von einem direkten Zusammenhang von Bogen und Rippen nicht die Rede sein kann.

Querschnittserien können leicht den Eindruck hervorrufen, als lägen die Rippen nicht in den transversalen, sondern im horizontalen Muskelseptum: Sagittalschnittserien lassen aber keinen Zweifel darüber aufkommen, dass sie ihrer Entstehung nach den transversalen Septen angehören und nur sehr innig der Unterfläche des horizontalen Muskelseptums angeschlossen sind. Es ist dieses Verhalten deshalb von besonderer Wichtigkeit, weil es den Schluss gestattet, dass die Rippen Produkte des axialen und nicht etwa des dermalen oder visceralen Bindegewebes sind: denn wie schon aus einander gesetzt wurde, bilden sich die transversalen Muskelsepten von innen nach außen und schieben sich in dieser Richtung zwischen die Muskelsegmente vor.

Die geschilderten Lagebeziehungen der Rippen zu den transversalen und dem horizontalen Muskelseptum mögen aus nebenstehender Skizze ersehen werden, in welcher *m* in Seitenansicht drei auf einander folgende Muskelsegmente, *mt* die transversalen, *mh* das

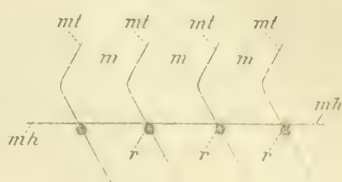
horizontale Muskelseptum bedeuten und mit *r* die Stellen bezeichnet sind, an denen sich die Rippen entwickeln.

Auf Taf. VI Fig. 6 habe ich einen Schnitt durch die Mitte des Rumpfes eines *Pristiurus*embryo von 31 mm Länge abgebildet. Man sieht vom ventralen Bogenstumpfe (*vb*) nach auf- und auswärts gegen die Seitenlinie (*sl*) das horizontale Muskelseptum ziehen (*mh*), sieht ferner, scheinbar im Muskelseptum selbst, aber, wie Sagittalschnittserien durch Embryonen dieses Stadiums lehren, an der ventralen Seite der Durchschnittslinie des horizontalen und des betreffenden transversalen Septums, eine Rippe (*rp*), die hier ungefähr in einem Drittel ihrer Länge getroffen ist, und sieht endlich über der Rippe und in geringer Entfernung von der Wirbelsäule den Ramus lateralis vagi (*rl*). Von Wichtigkeit ist es auch, das Verhalten der ventralen Bogenstümpfe zum Bindegewebe des Peritoneums (*p*) zu beachten; von den Bogenstümpfen sieht man nämlich über die Urniere hinweg eine Bindegewebslamelle ziehen, welche sich direkt ins Bindegewebe des Peritoneums fortsetzt. Sowohl diese Lamelle als auch das horizontale Muskelseptum nehmen später an Dicke noch erheblich zu und bei dem *Seyllium*embryo von 53 mm Länge kann ich das letztere schon mit freiem Auge deutlich sehen.

Von der größten Wichtigkeit für das Verständnis des Verhältnisses der Rippen zu dem ventralen Bogensystem sind die Beziehungen der beiden zu einander am Beginn der Caudalregion. Ich will diese Beziehungen nach den Bildern beschreiben, welche ich von dem *Pristiurus*embryo von 33—34 mm Länge erhalten habe. bemerke aber ausdrücklich, dass dieselben auch an einem der jüngsten Embryonen, welcher Rippenanlagen besitzt, nämlich schon an einem Embryo von 25,3 mm Länge, im Wesentlichen dieselben sind: nur zeigen selbstverständlich sowohl die Rippen als die ventralen Bogen hier geringere Dimensionen. Ich wähle hauptsächlich deshalb die Bilder eines älteren Embryo, weil sich die Beschreibung BALFOUR's auf dasjenige Stadium bezieht, das auch meiner Beschreibung zu Grunde gelegt werden soll.

Schon bei verhältnismäßig jungen Embryonen kann man sehen, dass die ventralen Bogenstümpfe an der Schwanzwurzel größer werden. Dies tritt natürlich bei älteren Embryonen noch deutlicher

Fig. 10.



hervor. Bei dem in Rede stehenden Embryo reichen die ventralen Bogen schon weit an der Aorta und Vena caudalis herab, konvergieren dabei und bringen den Caudalkanal von den Seiten her fast vollständig zum Abschluss (vgl. Fig. 8 Taf. VI). Ich habe in Fig. 7 und 8 zwei Schnitte durch ein und dasselbe Segment der Schwanzwurzel abgebildet; der vordere (Fig. 7) ist der zweite, der von der Rippe dieses Segmentes (*rp*) etwas zeigt; der hintere (Fig. 8) der vorletzte, der von dieser Rippe noch etwas sehen lässt. Letzteren Schnitt habe ich gezeichnet, um einerseits zu zeigen, wie weit der ventrale Bogen nach abwärts reicht, andererseits wie lange die Rippe dieses Caudalsegmentes ist. Interessant an diesem Schnitt ist auch die relative Verschiebung der Seitenlinie (*sl*), die sich aus einem Vergleich mit dem Schnitt der Fig. 6 durch einen Embryo von 34 mm Länge ergibt. Wichtiger ist für uns der Schnitt der Fig. 7, der das proximale Ende der Rippe zeigt. Der unmittelbar vorhergehende Schnitt der Serie, der erste, der überhaupt etwas von dieser Rippe zeigt, enthält eigentlich nur einen Anschnitt derselben oder, streng genommen, nur ihr Perichondrium. Die Beziehung zu der Bogenwurzel ist aber genau dieselbe wie an dem abgebildeten Schnitt. Diese Beziehung ist nun eine sehr eigenthümliche; wir können uns ohne Weiteres mit voller Schärfe überzeugen, dass zwischen proximalem Ende der Rippe und Bogenwurzel ein Bindegewebe liegt, das mit Knorpelgewebe auch nicht die geringste Ähnlichkeit besitzt: oder, mit anderen Worten, von einer kontinuierlichen Verbindung, etwa in der Weise, dass die Rippe als ein seitlicher Fortsatz der Bogenwurzel erschiene, kann gar keine Rede sein. Rippen und Bogen stehen lediglich durch Bandmassen in Verbindung, genau so, wie dies bei jeder Rumpfrippe leicht zu konstatiren ist.

Wie viele solcher Caudalrippen vorhanden sind, kann ich leider nicht sagen, da ich von älteren Embryonen nie den ganzen Schwanz geschnitten habe. Es dürfte übrigens auch nicht von großem Belang sein, die Zahl genau zu kennen: sie beträgt zum mindesten vier.

Aus dem Gesagten geht zur Genüge hervor, dass die Rippen mit den ventralen Bogen in keinem genetischen Zusammenhange stehen; sie sind allerdings schon frühzeitig durch Bandmassen damit verbunden, aber dies berechtigt uns nicht, einen Schluss auf eine gemeinsame Anlage beider zu ziehen. Zu keiner Zeit erscheinen die Rippen als direkte Verlängerungen oder als seitliche Fortsätze der ventralen Bogen und Bogenstümpfe, vielmehr stellen sie von allem Anfang an selbständige Bil-

dungen dar. Allerdings aber finden sie schon frühzeitig einen mehr oder minder innigen Anschluss an die zunächst gelegenen Theile der Wirbelsäule.

Diese Auffassung, die sich eng an die embryologischen That-sachen hält und die, wie wir noch sehen werden, auch durch andere Erwägungen gerechtfertigt wird, weicht eben so weit von der Auf-fassung GEGENBAUR's, der die Rippen als »Differenzirungen des unteren Bogensystems« betrachtet, als von derjenigen GOETTE's ab, der die Rippen der Selachier für »abgegliederte Seitenfortsätze« der ventralen Bogen hält. GOETTE stützt diese Ansicht theils auf seine eigenen Beobachtungen, theils auf die Angaben BALFOUR's über die Coexistenz von Rippen und ventralen Bogen in der vorderen Caudal-gegend der Selachierembryonen. Wie oben gezeigt wurde, ist diese Angabe BALFOUR's allerdings richtig, unrichtig ist aber die Dar-stellung, die er von dem Zusammenhang von beiderlei Gebilden giebt. BALFOUR giebt auf Taf. XII Fig. 10 seiner Monographie¹ eine Ab-bildung, die den direkten Zusammenhang von Rippen und Bogen aller-dings ungemein deutlich zeigt, die aber den thatsächlichen Verhält-nissen nicht entspricht. Ich kann nur annehmen, dass der Schnitt, welchen BALFOUR dieser Abbildung zu Grunde legte, zu dick war, um die feineren Details erkennen zu lassen, und glaube damit auch den Umstand in Zusammenhang bringen zu sollen, dass die Abbildung so überaus schematisch gehalten ist. GOETTE giebt an, bei reifen Seylliumembryonen an den ventralen Bogen der Schwanzwurzel kurze, höckerförmige Fortsätze gefunden zu haben, welche in die horizon-tale Grenzfurche beider Stammesmuskelhälften hineinragten. »In der Aftergegend, wo die Nieren bereits an die Stelle des Venenkanales getreten sind, haben sich die unteren Bogen bis an die Basis des eben genannten Fortsatzes verkürzt, und wächst hinwiederum der letztere, zwischen den beiden Muskelmassen nach außen merklich ansteigend, zu einer langen Spange aus, welche bis an die Haut reicht, wo dieselbe vom Seitenkanal durchzogen wird.« Diese Seiten-fortsätze der unteren Bogen waren bei meinen Seyllien bereits von ihren Bogen abgegliedert; in ihrer ersten Anlage bei *Torpedo* und noch bei *Mustelus laevis* war aber die Kontinuität jener Knorpel-theile noch eine vollständige, der genannte Ursprung der Fortsätze

¹ Diese Abbildung kehrt in seinem Lehrbuch der vergleichenden Entwick-lungsgeschichte und in der Abhandlung über den Bau und die Entwicklung von *Lepidosteus* wieder.

also unzweifelhaft.« Zu diesen Ausführungen GOETTE's möchte ich nur bemerken, dass die jüngsten Mustelusembryonen, die GOETTE untersuchte, 10 cm, die jüngsten Torpedoembryonen 55 mm lang waren, dass also beide schon weit über die ersten Stadien der Rippenentwicklung hinaus waren und möglicherweise Verhältnisse boten, welche nicht mehr den ursprünglichen entsprachen. Ich kann also den erwähnten Angaben GOETTE's, selbst vorausgesetzt, dass sie in Beziehung auf *Mustelus* und *Torpedo* den Thatsachen vollkommen entsprechen sollten, kein großes Gewicht beilegen.

Ich halte also die Rippen der Selachier weder für abgegliederte ventrale Bogen, noch für abgegliederte Seitenfortsätze solcher Bogen, sondern für selbständige Skeletstücke, welche syndesmotisch mit den ventralen Bogen, beziehungsweise Bogenstümpfen in Zusammenhang stehen.

Es erhebt sich nun aber noch eine andere ungemein wichtige Frage, nämlich die Frage nach der Homologie der als »Rippen« bezeichneten Skeletstücke der Wirbelthiere überhaupt. Diese Frage hat zuerst GOETTE in seiner »Entwicklungsgeschichte der Unke« und später in seinen »Beiträgen zur vergleichenden Morphologie des Skeletsystems der Wirbelthiere« einer eingehenden Erörterung unterzogen. Er ist dabei zu Anschauungen gekommen, welche von den bis dahin fast allgemein angenommenen erheblich abweichen. GOETTE hat sich nicht begnügt, bloß am Skelet die Beziehungen der Rippen zu den Wirbeln zu untersuchen, sondern er hat zuerst auf die außerordentlich wichtigen Lagebeziehungen der Rippen zu den großen Abschnitten der Stammesmuskulatur hingewiesen. So ist er dahin gekommen, die Rippen der Selachier mit jenen der Amphibien und Amnioten zu vergleichen und sie den sogenannten Rippen der Ganoiden und Teleostier gegenüberzustellen. Er hat gezeigt, dass jene stets zwischen epiaxonischer und hypaxonischer Muskulatur gelegen sind, diese dagegen dicht unterhalb des Peritoneums, an der medialen Seite der hypaxonischen Muskulatur. GOETTE sagt: Die Rippen der Plagiostomen sind ganz andere Gebilde als die Pleuralbogen der Ganoiden und Teleostier. Letztere dürfen überhaupt nicht Rippen genannt werden, weil sie mit den zuerst so genannten Skelettheilen der Amnioten gar nicht vergleichbar sind. »Die abgegliederten Seitenfortsätze der Plagiostomen haben aber den genetischen Zusammenhang mit Wirbelbogen und die Lage in den Muskeln mit den Amniotenrippen gemein und rechtfertigen somit ihre eigene Bezeichnung als Rippen«, obwohl sie in einem Punkte von den Rippen

der Amphibien und Amnioten abweichen, nämlich in so fern, als diese ausnahmslos von den oberen, nicht wie bei den Selachiern von den unteren Bogen ausgehen. GOERTE sucht diese Differenz dadurch zu erklären, dass er darauf hinweist, dass obere und untere Bogen „homotype“ Bildungen seien, wesshalb auf die Differenz des Ursprunges der Rippen kein allzu großer Nachdruck gelegt werden dürfe.

Zu ganz ähnlichen Ansichten ist unlängst HARTSCHER gelangt, nur hat er bei seinen Erörterungen auf die Selachier keine Rücksicht genommen. Er ist dabei von den Verhältnissen bei *Polypterus* ausgegangen, von denen später noch die Rede sein soll.

Auch BALFOUR hat sich wiederholt mit dieser Frage beschäftigt. Die Ansicht, die er Anfangs, hauptsächlich auf Grund seiner Untersuchungen an Selachiern, vertrat, war nicht wesentlich von derjenigen GOERTE's verschieden. Später aber, in seiner gemeinsam mit PARKER ausgeführten Untersuchung über den Bau und die Entwicklung von *Lepidosteus*, sprach er die Vermuthung aus, dass die Rippen der Selachier, wenn sie auch in ihrer Lage von denen der Ganoiden und Teleostier verschieden wären, sich gleichwohl von diesen ableiten lassen könnten. Für die ursprünglichsten Verhältnisse hielt er diejenigen der Ganoiden und Dipnoi, bei welchen letzteren die Rippen gleichfalls eine subperitoneale Lage besitzen, und glaubte die differente Lage der Rippen der Selachier durch die Annahme erklären zu sollen, dass die Rippen längs der intermusculären Septen nach aufwärts gewandert seien, bis sie an der Grenze zwischen dorsaler und ventraler Muskulatur angelangt waren. Er berief sich dabei auf die Thatsache, dass die Rippen der Knochenfische sich zuweilen ziemlich weit vom Peritoneum entfernen und in den intermusculären Septen nach außen vorschieben. So glaubte er also für eine vollständige Homologie der Rippen aller Fische eintreten zu sollen. Die Frage nach der Homologie der Fischrippen mit denen der Amphibien und Amnioten ließ er unerörtert. Er schreibt darüber Folgendes: „This is not the place to enter into the obscure question as to how far the ribs of the Amphibia and Amniota are homologous with those of the fishes. It is to be remarked, however, that the ribs of the *Crochela* (1) occupy the same position in relation to the muscles as the Elasmobranch ribs, (2) that they are connected with the neural arches, and (3) that they coexist in the tail with the haemal arches, and seem, therefore, to be as different as possible from the ribs of the Dipnoi.“

Bevor ich nun selbst auf eine Erörterung dieser Frage eingehe, muss ich auf eine Thatsache aufmerksam machen, die von der allergrößten Wichtigkeit ist, die aber, so viel ich sehe, bisher gar keine Beachtung gefunden hat. Überall findet man nämlich die Angabe, dass bei allen Wirbelthieren die Seitenrumpfmuskulatur in eine dorsale und ventrale Gruppe getheilt sei. Aber schon der nächstbeste Querschnitt durch einen Petromyzon hätte die Unrichtigkeit dieser Annahme erweisen können: hier findet man keine Spur eines horizontalen Muskelseptums, also auch keine Spur einer Scheidung in dorsale und ventrale Muskulatur. Jedes Myomer ist einfach und ungetheilt, und dies kommt auch schon äußerlich an gehärteten Thieren ohne Weiteres zum Ausdruck. Diese Beobachtung veranlasste mich, auch bei Myxine und Amphioxus nachzusehen; zeichnet doch WIEDERSHEIM bei beiden eine scharfe Grenze zwischen dorsaler und ventraler Muskulatur; ja bei Myxine hebt er noch die Seitenlinie ganz besonders hervor. Aber schon die ersten Sagittalschnitte durch Amphioxus überzeugten mich von dem völligen Mangel eines horizontalen Muskelseptums: die Täuschung wird hier durch die Abknickung der Myocommata hervorgerufen, und indem WIEDERSHEIM die Abknickungsstellen durch eine horizontale Linie mit einander verband, erhielt er eine scharfe Grenze zwischen dorsaler und ventraler Muskulatur. Eben so wenig wie bei Petromyzon und Amphioxus existirt aber auch bei Myxine eine Scheidung in dorsale und ventrale Muskulatur. Allerdings liegen hier die Verhältnisse etwas schwieriger und lassen leichter eine Täuschung zu. Bekanntlich ist es hier bereits zu einer Differenzirung eines schiefen Bauchmuskels gekommen und es könnte nun die dorsolaterale Ursprungsgrenze dieses Muskels eine Scheidung zwischen dorsaler und ventraler Muskulatur vortäuschen; indessen ist diese Ursprungsgrenze nicht dort gelegen, wo man sonst ein horizontales Muskelseptum suchen müsste, sondern viel weiter ventralwärts, etwa in halber Höhe der seitlichen Bauchwand. Vollends kann man sich aber bei Betrachtung der Seitenmuskulatur von innen her überzeugen, dass auch bei Myxine ein horizontales Muskelseptum fehlt. Bdellostoma habe ich leider nicht untersuchen können und muss es daher dahingestellt sein lassen, ob wir in der Scheidung der Seitenrumpfmuskulatur in eine dorsale und ventrale Hälfte einen Charakter zu erblicken haben, der ausschließlich den Gnathostomen zukommt, den Cyclostomen und dem Amphioxus aber fehlt. Indessen muss dies nach den mitgetheilten Beobachtungen sehr wahrscheinlich erscheinen.

Mit dem Mangel eines horizontalen Septums fehlen aber auch die Bedingungen zur Bildung von Rippen nach dem Typus der Selachierrippen, da diese, wie oben ausgeführt wurde, an den Durchschnittslinien der transversalen Muskelsepten mit dem horizontalen Septum zur Entwicklung kommen.

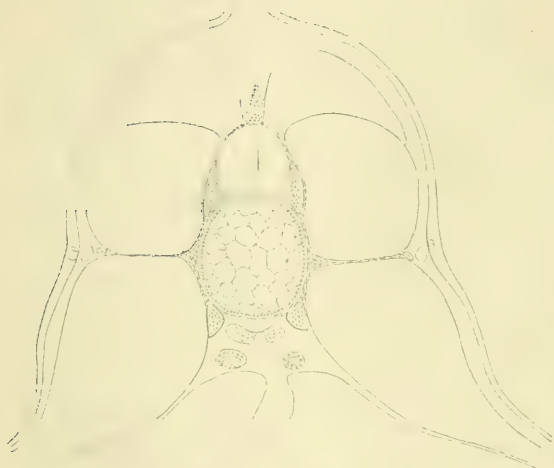
Hinsichtlich der Lage des horizontalen Muskelseptums ist es von Interesse, dass dasselbe bei den niedersten Gnathostomen, den Selachiern und Ganoiden, die tiefste Lage hat, indem es in der Höhe der ventralen Fläche der Wirbelsäule gelegen ist, dass es dann bei den Teleostiern weiter dorsalwärts rückt und an die Wirbelsäule in deren halber Höhe herantritt, und dass es endlich bei den Amphibien und Amnioten die Wirbelsäule in der Höhe ihres dorsalen Umfanges oder in der Höhe der Wurzeln der dorsalen Bogen erreicht. Mit anderen Worten: die Grenze zwischen dorsaler und ventraler Muskulatur erfährt in der Reihe der Gnathostomen eine Verschiebung von unten nach oben und im Zusammenhange damit erlangt die ventrale Muskulatur mehr und mehr das Übergewicht über die dorsale. Unwillkürlich wird dadurch der Gedanke nahe gelegt, dass diese Verschiebung der ursprünglichen Verhältnisse in dem Übergang vom Wasser- zum Landleben, sowie in der weiteren Ausbildung der Extremitäten, die ja ihre Muskulatur der ventralen Rumpfmuskulatur entnehmen, ihren Grund habe.

Bei der Beantwortung der Frage nach der Homologie der Rippen wollen wir zunächst von der Thatsache ausgehen, dass bei den Selachiern 1) die Rippen unabhängig von der Wirbelsäule zur Entwicklung kommen, und dass sie 2) an den Durchschnittslinien der transversalen und des horizontalen Muskelseptums entstehen.

Bei den Ganoiden entstehen die Rippen, wie aus den Beobachtungen BALFOUR's an *Lepidosteus* hervorgeht, an den Durchschnittslinien der transversalen Muskelsepten und des subperitonealen Bindegewebes, und das Gleiche gilt von den Rippen der Knochenfische und wohl auch der Dipnoer. Die Rippen zeigen also hier von allem Anfang an eine wesentlich andere Lage als bei den Selachiern. Gegen eine Homologie der Fischrippen im Sinne BALFOUR's scheint mir vor Allem das Verhalten von *Polypterus* zu sprechen, das BALFOUR mit keinem Worte erwähnt. Bekanntlich finden sich hier in jedem Segment zwei Rippenpaare, ein dorsales und ein ventrales; dieses liegt subperitoneal und entspricht also den Rippen der übrigen Ganoiden und der Teleostier, jenes liegt an den Durchschnittslinien des horizontalen und des betreffenden transversalen Muskelseptums,

also zwischen epaxonomischer und hypaxonomischer Muskulatur, und entspricht demnach der Lage nach den Selachierrippen. Wenn die Ansicht BALFOUR's richtig wäre, würde dies Verhalten ganz unverständlich sein, da in jedem Segment immer nur ein Rippenpaar gelegen sein könnte: wenn aber die Rippen selbständige Skeletstücke vorstellen, welche überall dort zur Ausbildung kommen können, wo die transversalen Muskelsepten auf longitudinale Bindegewebslamellen

Fig. 11.



stoßen, so verliert diese Thatsache ihr Befremdendes. Ferner dürfte vielleicht auch die relativ hohe Lage des horizontalen Muskelseptums der Teleostier gegen BALFOUR's Ansicht sprechen. Wie aus nebenstehender Figur

(Fig. 11), welche einen Querschnitt eines Forellenembryo darstellt, hervorgeht, tritt hier das horizontale Muskelseptum in halber Höhe der Chorda an die skeletogene Scheide derselben heran. Wenn sich hier Rippen nach dem Typus der Selachierrip-

pen entwickelten, könnten dieselben nicht von den ventralen Bogen oder, richtiger, Bogenstümpfen, die in der Figur leicht zu erkennen sind, abgehen, sondern sie müssten sich an die Wirbelkörper in deren halber Höhe ansetzen. — Bei *Syngnathus* findet man nun ganz eigenartige Verhältnisse. Bekanntlich fehlen den Lophobranchiern die Rippen, aber es sind doch in der Schwanzregion ventrale Bogen vorhanden, die den ventralen Bogen der übrigen Teleostier vollkommen entsprechen und auch, wie diese, die A. und V. caudalis einschließen. Ein Querschnitt durch einen älteren *Syngnathus*embryo bietet wesentlich dasselbe Bild, wie ein Schnitt durch einen Forellenembryo; nur

ist das horizontale Muskelseptum sehr viel dicker als hier. Und nun kommt es an den Durchschnittslinien der transversalen und des horizontalen Muskelseptums zur Ausbildung mächtiger Knochen-
spangen, welche in halber Höhe der Chorda von der Tunica skele-
toga ausgehen und bis gegen die Haut reichen. Ich würde diese
Knochenspangen unbedenklich für Bildungen nach dem Typus der
Selachierrippen erklären, wenn sie selbständig entstünden und sich
erst sekundär mit der Wirbelsäule in Verbindung setzten. Diese,
der Lage nach den Selachierrippen entsprechenden Knochenspangen,
welche später als Querfortsätze der Wirbel erscheinen, bestehen nun
in der Caudalregion gleichzeitig mit ventralen Bogen. Es sind also
hier, ähnlich wie bei *Polypterus*, Bildungen vorhanden, welche in
ihrer Lage den Selachierrippen entsprechen und zugleich Bildungen,
welche ihrer Lage nach den Teleostierrippen oder vielmehr deren
caudalen Repräsentanten zu vergleichen sind. Dieser Fall scheint
mir zu zeigen, dass, wenn die gesamte übrige Organisation eines
Fisches die Existenz von Skeletstücken zwischen dorsaler und ven-
traler Muskulatur erfordert, nicht etwa die subperitonealen Knochen-
spangen in den transversalen Septen nach oben wandern, bis sie an
der Stelle ihres Bedarfes angelangt sind, sondern dass vielmehr in
einem solchen Falle neue Skeletstücke, resp. Knochenfortsätze zur
Ausbildung gelangen. — Alles in Allem scheint mir die Auffassung
BALFOUR'S mit den Thatsachen nicht vereinbar zu sein und ich
schließe mich daher in so fern der Ansicht GOETTE'S an, als ich die
Rippen der Selachier für andere Bildungen halte, als die Rippen
der Ganoiden, Teleostier und Dipnoer: ich weiche aber in so fern
von GOETTE ab, als ich die Selachierrippen nicht für abgegliederte
Seitenfortsätze ventraler Bogen, sondern für selbständige Skeletstücke
halte.

Die Frage nach der Bedeutung der Amphibien- und Amnioten-
rippen scheint mir nicht so schwierig zu sein, wie BALFOUR meint.
Freilich ist sie nicht von dem Gesichtspunkte GOETTE'S zu beant-
worten, der die Differenz des Ursprungs der Rippen der Selachier
und Amphibien damit erklären zu können vermeint, dass er auf
die »Homotypie« der dorsalen und ventralen Bogen hinweist. Viel-
leicht dürften die thatsächlichen Schwierigkeiten doch auch dann
nicht zu beseitigen sein, wenn man den Begriff der Homotypie im
weitesten Sinne fasst und die dorsalen und ventralen Bogen für
wesentlich gleichartige Bildungen erklärt. Ein abgegliederter Seiten-
fortsatz eines ventralen Bogens bleibt immer und unter allen Um-

ständen etwas Anderes, als ein eben solcher Fortsatz eines dorsalen Bogens. Für mich hat daher der Ausdruck »Homotypic« in diesem Fall nur die Bedeutung eines Wortes ohne Inhalt.

Über die Entwicklung der Amphibienrippen liegen zahlreiche Beobachtungen vor und, wenn diese auch nicht durchwegs übereinstimmen, so lassen sie sich doch von dem von mir vertretenen Standpunkte aus ganz wohl verwerthen. Die jüngsten Stadien der Rippenentwicklung hat unstreitig A. E. FICK beobachtet. Im Gegensatz zu früheren Mittheilungen GOETTE's giebt er an, dass die ersten Anlagen der Rippen als selbständige, von der Anlage der Wirbelsäule und der dorsalen Bogen deutlich getrennte Bildungen in den transversalen Muskelsepten entstehen. Diese Angabe hat GOETTE später dahin bestätigt, dass er bemerkt, »dass die Rippen der Molche nicht knorpelige Auswüchse der oberen Wirbelbogen sind«, wie er früher annahm, sondern dass sie »aus einem weichen Bildungsgewebe innerhalb der Muskulatur entstehen«. GOETTE bestätigt dann weiter eine ältere Angabe von AUG. MÜLLER, nach der die Rippenanlagen doppelt sind und erst später zu einem einheitlichen Stück verschmelzen. Von diesen Angaben interessirt uns zunächst diejenige FICK's; die Rippen entstehen also unabhängig von der Wirbelsäule in den transversalen Muskelsepten und zwar, wie ich nach meinen Beobachtungen an älteren Tritonlarven hinzufügen kann, an den Durchschnittslinien der transversalen und des horizontalen Muskelseptums. In so fern stimmt also ihre Entwicklung vollkommen mit derjenigen der Selachier überein: sie weicht aber darin davon ab, dass die Rippen hier mit den ventralen, bei den Amphibien mit den dorsalen Bogen in Verbindung treten. Dies hat lediglich den Grund in der Verschiebung des horizontalen Muskelseptums, auf welche oben schon hingewiesen wurde. Die doppelte Anlage der Amphibienrippen, die ich noch bei verhältnismäßig weit entwickelten Tritonlarven angedeutet finde, erkläre ich mir aus einer Spaltung des horizontalen Septums an seinem Ansatz an der Wirbelsäule, wodurch sich zwei Durchschnittslinien mit jedem transversalen Septum ergeben müssen.

Was die Entwicklung der Rippen der Amnioten betrifft, so liegen, so viel ich weiß, aus der letzten Zeit, abgesehen von einigen Angaben FRONIER's, keine Beobachtungen vor, die in die frühesten Stadien zurückgreifen würden. Ich finde aber bei FICK eine Angabe BRUCH's citirt, nach der auch bei den Säugethieren und Vögeln die Rippen selbständig, d. h. unabhängig von der Wirbelsäule zur Entwicklung kommen sollen: und dasselbe behauptet BRUCH auch für

die Schildkröten. Jedenfalls wären neue Untersuchungen über diesen Gegenstand sehr wünschenswerth.

Fassen wir das Ganze zusammen, so können wir sagen: die Rippen »Pleurabogen« der Ganoiden und Teleostier und wohl zweifellos auch die der Dipnoer entstehen an den Durchschnittslinien der transversalen Muskelsepten und des subperitonealen Bindegewebes, und zwar, wie es scheint, in direktem Zusammenhang mit den ventralen Bogenstümpfen; die Rippen der Selachier, Amphibien und Amnioten entstehen an den Durchschnittslinien der transversalen und des horizontalen Muskelseptums, und zwar unabhängig von der Wirbelsäule als selbständige Gebilde. Die Stelle des Ansatzes der Rippen an der Wirbelsäule hängt einzig und allein von der Lage des horizontalen Muskelseptums ab; tritt dieses in der Höhe des ventralen Umfanges der Wirbelsäule an diese heran, so treten die Rippen in Verbindung mit den ventralen Bogen, beziehungsweise Bogenstümpfen, wie bei den Selachiern; tritt es in der Höhe des dorsalen Umfanges der Wirbelsäule mit dieser in Verbindung, so setzen sich die Rippen an die dorsalen Bogen an, wie bei den Amphibien und Amnioten. Nun ist es in hohem Grade auffallend, dass die Amphibien Verhältnisse darbieten, die sich nicht an diejenigen ihrer nächst niederen Verwandten, für die man gewöhnlich die Dipnoer hält, sondern viel inniger an die der Selachier anschließen. Dabei ist aber zu bedenken, dass unsere Kenntnisse der Verwandtschaftsbeziehungen der niederen Wirbelthiere noch sehr im Argen liegen und dass es ganz wohl möglich wäre, dass das hergebrachte Schema des Stammbaumes, dem auch ich bei früheren Erörterungen gefolgt bin¹, den thatsächlichen Verhältnissen nicht entspricht. Vielleicht ließe sich die Ansicht rechtfertigen, dass nicht die Dipnoer, sondern die Crossopterygier die nächsten uns erhalten gebliebenen Verwandten der Amphibien repräsentiren. Mit Rücksicht auf diese Möglichkeit habe ich es versucht, die verwandtschaftlichen Beziehungen der niederen Wirbelthiere in umstehendem Schema zum Ausdruck zu bringen.

Sollte sich diese Vermuthung als richtig erweisen, so wäre es immerhin denkbar, dass sowohl die Stammform *a*, wie die Stammformen *b* und *b'*, Rippen gehabt haben, die zwischen dorsaler und ventraler Muskulatur gelegen waren. Im weiteren Verlauf der

¹ Dieses Schema wurde von Herrn BEARD einer sehr abfälligen Kritik unterzogen, die aber auf mich nur erheitend gewirkt hat und daher ihren Zweck wohl verfehlt haben dürfte.

aber am Schwanz als ventrale Bogen erhalten: zugleich erstrecken sich die eigentlichen Rippen vom Rumpf bis auf die Schwanzwurzel. So finden wir also an der Schwanzwurzel der Amphibien ähnlich wie am Rumpf von *Polypterus* Skeletstücke zweierlei Art: dorsale, die als Wiederholungen der Rumpfrippen erscheinen, und ventrale, die mit den ventralen Bogen der *Crossopterygier* und *Dipnoer* zu vergleichen sind.

Sollte indessen das oben gegebene Schema den thatsächlichen Verwandtschaftsverhältnissen nicht entsprechen und sich die Amphibien direkt von *dipnoer*-ähnlichen Vorfahren herleiten, so müsste man ihre Rippen für Neubildungen ansehen, die sich nach dem Verlust der *Dipnoer*rippen gebildet haben.

Es war ursprünglich nicht meine Absicht, auch die Entwicklung der paarigen Flossen der *Selachier* mit in den Kreis meiner Beobachtungen zu ziehen. Als ich aber an meinen Präparaten die Angaben *DOHRN's* und *BALFOUR's* prüfte, fiel mir Einiges auf, was mir der genaueren Verfolgung werth erschien. Je mehr ich mich dann in den Gegenstand vertiefte, um so interessanter wurden meine Ergebnisse und es erwachte in mir der Wunsch, auch die Extremitätenentwicklung der höheren *Wirbelthiere* kennen zu lernen. So wurde ich dahin geführt, auch die Entwicklung der *Ganoiden* und *Amphibien* daraufhin zu untersuchen. Wenn nun auch meine Erwartungen nur zum Theil erfüllt wurden und das mir zu Gebote stehende Material nicht ausreichte, um auf die vielen Fragen, die sich erhoben, eine befriedigende Antwort zu erhalten, so habe ich doch Manches gefunden, was der Mittheilung werth erscheinen dürfte. Ja, vielleicht darf ich sogar die Hoffnung aussprechen, dass die Gesichtspunkte, zu denen meine Untersuchungen geführt haben, eine endgültige Lösung der Frage nach der Entwicklung und morphologischen Bedeutung der Extremitäten in nicht allzu ferner Zeit erwarten lassen.

Meine Beobachtungen wurden hauptsächlich an Embryonen von *Pristiurus* und *Torpedo marmorata* angestellt: von *Squaliden* habe ich außerdem einige Embryonen von *Acanthias*, von *Rajiden* einige Embryonen von *Torpedo ocellata* untersucht.

Die Entwicklung der paarigen Flossen verläuft bei den *Squaliden* in einigen Punkten anders als bei den *Rajiden*. Hinsichtlich

der Extremitätenentwicklung von *Pristiurus* sind wir bisher mit folgenden Thatsachen bekannt geworden. Schon bei Embryonen mit 50—51 Urwirbeln beginnen die Zellen der parietalen Seitenplatte dort, wo später die Anlage der Brustflosse erscheint, zu proliferiren und damit den Grund zu jenem Mesodermwulst zu legen, der die seitliche Leibeswand in Form einer Leiste hervorwölbt. Bei Embryonen von 74 Urwirbeln beginnt sich das Ektoderm über dem Mesodermwulst zu verdicken, und bei Embryonen von 83 Urwirbeln hebt es sich in Form einer Falte empor. Zu dieser Zeit macht sich auch die erste Anlage der Bauchflosse bemerkbar, die zunächst eben so wie die der Brustflosse aus einem Mesodermwulst und einer Ektodermverdickung besteht. Die Anlagen der beiden Flossen stehen Anfangs nicht mit einander in Verbindung, indem sich bei Embryonen des zuletzt erwähnten Stadiums weder ein kontinuierlicher Mesodermwulst, noch auch eine kontinuierliche Ektodermleiste oder Ektodermverdickung findet. Erst bei Embryonen von 94 Urwirbeln erhebt sich das Ektoderm an der Bauchflossenanlage zu einer niedrigen Falte. Die vordere Extremität eilt also in ihrer Entwicklung von allem Anfang an der hinteren voraus.

Etwas anders gestaltet sich die erste Entwicklung der Flossen bei *Torpedo marmorata*. Zwar setzen sich auch hier die Flossenanlagen zunächst aus einem Mesodermwulst und einer Ektodermverdickung zusammen, aber es eilt hier die Brustflosse viel rascher der Bauchflosse voraus als bei *Pristiurus*. Bei Embryonen von 12 mm Länge (die Zahl der Urwirbel zu zählen, habe ich leider hier versäumt) lassen sich sowohl vordere als hintere Extremität schon erkennen. An der vorderen Extremität bildet das Ektoderm über einer, allerdings noch ziemlich beschränkten Stelle schon eine niedrige Falte, die nach vorn und hinten flach ausläuft und in eine einfache Ektodermverdickung übergeht. An der eben merkbaren Anlage der hinteren Extremität ist noch keine Falte, wohl aber eine Ektodermverdickung erkennbar. Diese steht aber mit der der vorderen Extremität eben so wenig wie bei *Pristiurus* in Zusammenhang. Auch von einem kontinuierlichen Mesodermwulst kann kaum gesprochen werden, obgleich nicht zu leugnen ist, dass die parietale Seitenplatte in der Strecke zwischen Brust- und Bauchflosse nicht mehr so deutlich einschichtig ist, wie bei *Pristiurusembryonen* des betreffenden Stadiums. — Bei *Torpedoembryonen* von 15 mm Länge, bei denen sich die Brustflossen schon als ansehnliche Platten vom Rumpfe abheben und an ihrem Rande eine breite Ektodermfalte

tragen, ist auch die hintere Extremität schon durch den Besitz einer solchen Falte ausgezeichnet. Obwohl nun aber die Ektodermfalte der Brustflosse sich nicht in die der Bauchflosse fortsetzt, so ist doch zwischen beiden eine Ektodermverdickung nachweisbar, die eine Verbindung der beiden Falten herstellt. Der Mesodermwulst ist jetzt überall ausgebildet und auch in jener Strecke, wo das Ektoderm nur verdickt, aber nicht zu einer Falte erhoben ist, mächtig entwickelt. — Bei Embryonen von 15 mm Länge steht die Brustflosse schon wagerecht vom Körper ab, die Ektodermfalte an ihrem Rande ist lang ausgezogen und lässt sich, obschon sie hinten niedriger wird, doch ohne Unterbrechung in die Ektodermfalte der Bauchflosse verfolgen. Es ist also jetzt eine kontinuierliche Ektodermfalte vorhanden, die hinter der Kiemenregion beginnt und bis hinter den After nach rückwärts zieht.

Diese Angaben stehen in schroffem Gegensatz zu den Angaben BALFOUR's und DOHRN's, den einzigen, die wir über die erste Entwicklung der Selachierflossen besitzen. BALFOUR giebt an und DOHRN bestätigt diese Angabe, „dass der erste Beginn der Extremitätenbildung in der Entstehung einer Hautfalte zu erkennen ist, welche dicht hinter dem Kiemenapparat beginnt und bis zum After fortschreitet. Diese Falte besteht anfänglich nur aus säulenartig neben einander gestellten Ektodermzellen“. An mehreren Stellen seiner Werke bezieht sich BALFOUR bei seiner Angabe in erster Linie auf Torpedo; in Beziehung auf die Squaliden scheint er selbst seiner Sache nicht ganz sicher gewesen zu sein. Aber auch auf Torpedo passt, wie aus dem Gesagten hervorgeht, seine Angabe nicht: denn auch hier ist die Ektodermfalte nicht von Anfang an kontinuierlich, noch stellt sie die erste Anlage der Extremitäten dar.

Es wurde bereits erwähnt, dass bei *Pristiurusembryonen* von 53 Urwirbeln die Hautmuskelpplatten in den Mesodermwulst der Brustflossenanlage hineinzuwachsen beginnen. Einige Zeit später sprossen am ventralen Rande der Platten die von BALFOUR entdeckten Muskelknospen hervor. Der jüngste Embryo, an dem ich diese Knospen sehen konnte, hatte 94 Urwirbel; an dem nächst jüngeren Embryo, der mir zu Gebote stand, einem Embryo von 57 Urwirbeln, war davon noch nichts zu sehen. Jede Platte treibt, wie DOHRN richtig angiebt, zwei Knospen, eine vordere und eine hintere. Die Bildung der Knospen schreitet ganz regelmäßig von vorn nach hinten fort und es sind daher auch stets die vorderen Knospen weiter entwickelt als die hinteren. Aber nicht bloß in den Extremitätenan-

lagen bilden sich Muskelknospen aus, sondern, worauf DOHRN zuerst aufmerksam gemacht hat, auch in der ganzen Zwischenstrecke. Bei einem Embryo von 96—97 Urvirbeln reicht die Knospenbildung bis zum 20. oder 21. Segment, also schon ziemlich weit in die Strecke zwischen Brust- und Bauchflosse hinein: bei einem etwas älteren Embryo hört sie knapp am Vorderende der Bauchflosse auf. und bei einem Embryo von 18,5 mm Länge reichen die Knospen schon tief in die Bauchflosse hinein. Bei *Pristiurus* treiben nur die ersten drei oder vier Urvirbel keine Knospen.

In ganz ähnlicher Weise läuft die Knospenbildung bei *Torpedo* ab; auch hier schreitet sie ganz regelmäßig von vorn nach hinten fort, so dass immer die vorderen die älteren und zugleich weiter entwickelten sind.

Wie ich in Übereinstimmung mit DOHRN finde, stellen die Knospen bei *Pristiurus* Anfangs kleine Säckchen dar, die nach unten und außen in den Mesodermwulst hineinreichen und dabei der dorsalen Fläche des Extremitätenstummels näher liegen als der ventralen. Sie enthalten meistens ein kleines Lumen und ihre Wand besteht aus einem einschichtigen, niedrigen Cylinderepithel. Fig. 1 Taf. VII stellt einen Querschnitt durch die Brustflossenanlage eines *Pristiurus*-embryo von etwa 94 Urvirbeln dar; natürlich kann man nur die eine der beiden Knospen des betreffenden Myotoms sehen (*mk*). In so frühen Stadien hat man zuweilen Mühe, die Knospen an Querschnittserien zu erkennen, während sie an Sagittalschnittserien sehr leicht zu sehen sind. Zwei Sagittalschnittbilder durch die ventralen Enden zweier Myotome mit ihren Knospen stellen die Figg. 2 und 3 dar; sie sind einer Serie durch einen Embryo von 96—97 Urvirbeln entnommen. Die erste der beiden Figuren zeigt uns ältere, die zweite jüngere, eben in Bildung begriffene Knospen. Ein gutes Gesamtbild der Knospen vermag die Fig. 4 zu geben, die nach einem Embryo von *Torpedo ocellata* von 12 mm Länge gezeichnet ist; das linke Ende der Figur entspricht etwa der Grenze zwischen vorderem und mittlerem Drittel der Brustflossenanlage; diese läuft nach hinten, wie aus der Zeichnung leicht zu entnehmen ist, flach aus. Bei *Torpedo* haben die Knospen mehr die Form von Platten, die von vorn nach hinten zusammengedrückt sind, als von Säckchen; auch erreichen sie eine viel bedeutendere Größe als bei *Pristiurus*.

Wie aus dem Folgenden noch hervorgehen wird, ist es von großer Wichtigkeit, die Zahl der Urvirbel zu bestimmen, die sich

am Aufbau der Flossen betheiligen. BALFOUR macht darüber keine Angaben, wie überhaupt seine Befunde äußerst dürftig sind. DOHRN, dessen Beobachtungen sehr viel weiter gehen, hebt mit Recht die Schwierigkeiten hervor, die sich einer genauen Zählung entgegenstellen; indessen glaubt er doch sagen zu können, dass sich für die Brustflosse die Zahl der Urwirbel annähernd auf 12—14, für die Bauchflosse auf 10—12 »berechnen« lasse. Ich weiß nicht, ob sich diese Angaben auf *Pristiurus* oder auf *Seyllium canicula* beziehen. Übrigens scheint DOHRN kein großes Gewicht auf solche Zählungen gelegt zu haben, zumal es für die von ihm vertretenen Ansichten ziemlich gleichgültig sein konnte, wie viele Urwirbel bei der Bildung der Flossen in Frage kommen.

Ich habe mir nun sehr viel Mühe gegeben, bei *Pristiurus* die Zahl genau festzustellen und habe zur Zählung nicht bloß Schnittserien, sondern auch ganze Flossen verwendet, die gefärbt, in Nelkenöl aufgehellt und in Dammarlack eingeschlossen waren. In allen Fällen nun, in denen die Zählung mit einiger Sicherheit auszuführen war, habe ich die Urwirbelzahl sowohl mit Rücksicht auf die Brustflosse, wie auf die Bauchflosse auf mindestens 10 und höchstens 11 feststellen können. Wenn man die Schwierigkeiten der Zählung bedenkt, so wird man die größere Zahl wohl als die richtigere ansehen dürfen. Demnach würden sich sowohl an dem Aufbau der Brustflosse, wie der Bauchflosse 11 Urwirbel betheiligen. Damit stimmt auch die Zahl der gefundenen Knospen überein: allerdings ist es mir nie gelungen, genau 22 Knospen zu zählen, wohl aber habe ich wiederholt 20 und 21 Knospen zählen können. Mit Rücksicht auf die Bauchflosse verweise ich auf Fig. 6, welche die Knospen dieser Flosse von einem 18,5 mm langen Embryo zeigt. Sehr eigenthümlich ist dabei die Anordnung und Verlaufsrichtung der Knospen: es liegen nur verhältnismäßig wenig Knospen direkt unter den Myotomen, denen sie angehören: die meisten sind entweder vor oder hinter ihren Myotomen gelegen. Es konvergiren also die Myotome gegen die Basis der Flosse. Dies gilt auch für die Anlage der Brustflosse. Fig. 5 stellt das distale Ende der Brustflosse und einige dahinter gelegene Myotome desselben Embryo, dem die Fig. 6 entnommen ist, dar. Obwohl hier die Knospen schon abgelöst sind, kann man doch noch deutlich erkennen, dass die hintersten Knospen schief nach vorn und unten gerichtet sind. Hinter der Brustflossenanlage sieht man einige Knospen der Zwischenstrecke, auf deren Beschreibung ich nunmehr mit ein paar Worten eingehen will.

DOHRN hat gefunden, dass diese Knospen später zu Grunde gehen und hat sie daher als Abortivknospen bezeichnet. Diese Gebilde haben oft sehr sonderbare Formen; an einem Embryo, der sie besonders deutlich erkennen ließ, hingen sie zumeist mittels eines langen, dünnen Stieles mit den ventralen Rändern der Myotome zusammen: dabei hatten sie unregelmäßige Formen, zackige, rauhe Ränder, waren zum Theil hakenförmig umgebogen und bald nach vorn, bald nach hinten gerichtet. Oft genug lagen sie aber auch direkt unter den Myotomen, denen sie zugehörten. Zuweilen kam es vor, dass die eine Knospe eines Myotoms nach vorn, die andere nach hinten gerichtet war; einmal ging vom ventralen Rande eines Myotoms ein einfacher, stielartiger Fortsatz aus, der sich in zwei Äste, eben die beiden Knospen, theilte. Diese Vielgestaltigkeit lässt schließen, dass wir es hier mit rudimentären Organen zu thun haben, und dies wird durch ihr endliches Schicksal bestätigt. Ich kann darüber nicht mehr berichten, als DOHRN: sie gehen zu Grunde. Alles lässt darauf schließen, dass dies sehr rasch geschieht; an einem Embryo, bei dem eben die Spritzlochkieme hervorzusprossen begann und am hinteren Rande des letzten Kiemenbogens 3 oder 4 kurze Fäden bemerkbar waren, konnte ich sie noch ohne Mühe finden; schwieriger war dies schon bei einem nur wenig älteren Embryo, der am letzten Kiemenbogen etwa 7 kurze Fäden trug; und bei noch älteren Embryonen waren sie verschwunden.

Noch schwieriger als bei *Pristiurus* ist es bei *Torpedo*, die Zahl der Urvirbel, die sich am Aufbau der Flossen betheiligen, und damit zugleich die Zahl der Knospen genau festzustellen. Nach vieler Mühe bin ich zu folgenden Resultaten gelangt.

Bei einem Embryo von *Torpedo marmorata* von 12 mm Länge fand ich die erste Knospe im fünften Segment; die vier ersten Myotome bildeten also keine Knospen. Die Knospenbildung erstreckt sich über ungefähr 19 Segmente; von da an reichten die Myotome noch nicht in den Mesodermwulst hinein und es fehlten daher auch die Bedingungen zur Bildung von Knospen. Daher waren auch in der noch ganz kleinen Anlage der Bauchflosse noch keine Knospen vorhanden und diese bestand nur aus einem Mesodermwulst und einer Ektodermfalte. Die Verhältnisse lagen also bei diesem Embryo ähnlich, wie bei dem Embryo von *Torpedo ocellata*, dem die Fig. 4 entnommen ist.

Bei einem Embryo von *Torpedo marmorata* von 15 mm Länge fand ich wieder in den ersten vier Myotomen keine Knospen; dann

zählte ich im Bereich der Brustflosse 26, im Bereich der Bauchflosse 10 Myotome mit Knospen: das würde also 52 Knospen für die Brustflosse, 20 für die Bauchflosse ergeben. — Von einem anderen Embryo von *Torpedo marmorata* von derselben Länge habe ich notirt, dass sicher in den ersten drei, wahrscheinlich auch noch im vierten Segment die Knospen fehlten. Im 29. Segment waren sicher noch Knospen vorhanden, die zur Brustflosse gehörten: rechnet man davon die ersten vier Myotome, die keine Knospen hatten, ab, so bekommt man 25 Segmente mit Knospen für die Brustflosse. Ich muss aber bemerken, dass diese Zahl wahrscheinlich etwas zu niedrig gegriffen ist: die Zählung wurde an einer Horizontalschnittserie ausgeführt und ich bin nicht sicher, ob mit dem 29. Segment die Knospenbildung für die Brustflosse ihr Ende hatte.

Bei einem Embryo von *Torpedo marmorata* von 18 mm Länge fand ich im 41. Segmente, das in derselben Querschnittsebene wie die Kloake gelegen ist, noch Muskelknospen.

An einem Embryo von *Torpedo ocellata* von 17 mm Länge habe ich an einem Sagittalschnitt durch die Bauchflosse 26 Knospen gezählt.

Aus dem Mitgetheilten kann man allerdings ganz sichere Schlüsse auf die Zahl der Myotome, die sich an der Bildung der Flossen betheiligen, nicht ziehen. Indessen wird man kaum sehr weit fehlgehen, wenn man diese Zahl für die Brustflosse von *Torpedo marmorata* auf ungefähr 26, für die Bauchflosse auf etwa 10 veranschlagt: das würde also 52 Knospen für die Brustflosse, 20 für die Bauchflosse ergeben. Auffallend ist immerhin die große Knospenzahl in der Bauchflosse des zuletzt erwähnten Embryo von *Torpedo ocellata* und es wäre sehr wünschenswerth, wenn bei späteren Untersuchungen auf diese Verhältnisse genau geachtet würde.

Wir sehen also, dass sich bei *Torpedo* an der Bildung der Bauchflossen ungefähr eben so viel Myotome betheiligen, wie bei *Pristiurus*, dass dagegen an der Bildung der Brustflossen mehr als doppelt so viel Myotome betheiligt sind.

Über die weiteren Schicksale der Knospen bemerkt DOHRN kurz: „Die Knospen verlängern sich allmählich und schnüren sich von den zugehörigen Myotomen ab; weiter heißt es, dass die Knospen, nachdem sie sich von den Myotomen abgeschnürt haben, sich wieder verlängern, dann theilen und auf diese Weise je eine dorsale und ventrale sekundäre Knospe bilden. Diese Darstellung ist im Allgemeinen richtig und meine Beobachtungen gehen auch in diesem Punkte

nur im Detail über diejenigen DOHRN's hinaus. Ich habe den Process der Ablösung und Theilung der Knospen hauptsächlich an Torpedo untersucht, wo derselbe, wie mir scheint, besser zu verfolgen ist, als bei Pristiurus. Die Bilder, die man an Querschnittserien erhält, erschienen mir Anfangs so complicirt, dass ich es für zweckmäßig hielt, Plattenmodelle anzufertigen; allerdings wollte dies nur zum Theil gelingen, was wohl darin den Grund hatte, dass die Knospen sehr schmal sind und sich zuweilen schräg hinter und neben einander schieben, so dass man oft Theile von zwei oder mehr Knospen auf einen Schnitt bekommt. Indessen unterstützen die Modelle doch sehr wesentlich das Verständnis der Bilder. Von den sechs Skizzen der Fig. 7 sind die ersten vier nach Plattenmodellen angefertigt, die letzten zwei durch Kombination von Bleistiftskizzen gewonnen. Sie sind alle der Brustflosse eines Embryo von Torpedo marmorata von 15 mm Länge, und zwar der hinteren Hälfte derselben entnommen. Wie erwähnt, producirt jedes Myotom eine vordere und eine hintere Knospe; ich habe nun stets die vordere Knospe zur Skizze verwendet. Die hintere sieht während der Ablösung etwas anders aus, doch läuft der Process der Hauptsache nach in derselben Weise ab, wie bei der vorderen Knospe. Die Skizze 7 *a* stellt eine Knospe vom hinteren Ende der Brustflosse dar; sie hat die Form einer breiten, dünnen Platte und zeigt an ihrer vorderen Fläche eine grubenförmige Vertiefung (*g*). Eine eben solche Grube sieht man an der hinteren Knospe desselben Myotoms, und hier macht es den Eindruck, als ob sie durch den andrängenden Ast eines Spinalnervs verursacht wäre. Der untere Rand der Platte läuft schräg von innen und oben nach außen und unten und zeigt nur in der Mitte eine eben merkbare Einbuchtung. Die zweite Skizze *b* ist einem weiter vorn gelegenen Segment entnommen. Die Grube ist zu einem ovalen Fenster geworden, das die Platte schief von vorn und oben nach hinten und unten durchbohrt. Im Übrigen bietet die Knospe gegen früher keine wesentlichen Unterschiede dar. Die Skizze *c* zeigt eine noch weiter entwickelte Knospe; die Einbuchtung des unteren Randes ist viel tiefer geworden und die mediale Ecke dieses Randes liegt in direkter Verlängerung des Myotoms. Das Fenster der Platte ist größer und die Wurzel derselben in eine obere schmalere und eine untere breitere Spange getheilt. Die Skizze *d* zeigt im Wesentlichen die gleichen Verhältnisse, nur ist die mediale Ecke (*e*) des unteren Randes tiefer gerückt, das Fenster in der Platte größer geworden und die beiden Spangen, die dasselbe oben und unten begrenzen,

schmäler. Die nächste Skizze *e* zeigt das Fenster dorsalwärts durchgebrochen und die obere Spange in Folge dessen vom Myotom losgelöst. Die untere Spange, die mit dem Myotom noch zusammenhängt, ist dünner geworden und mehr in die Länge gewachsen. Gleichzeitig ist die mediale, in der Verlängerung des Myotoms gelegene Ecke (*e'*) tiefer gerückt. Die letzte Skizze *f* zeigt die vollständige Ablösung der Knospe. Das Myotom ist weiter nach unten gewachsen, zeigt aber an seiner lateralen Fläche noch die Stelle, von der sich die ventrale Spange abgelöst hat. Die Knospe hat auf dem Querschnitt die Form einer Sichel, an der wir eine dorsale und eine ventrale Spange und ein breites, dieselben verbindendes Mittelstück unterscheiden können. Diese Form behält die Knospe durch lange Zeit bei. Die Spangen strecken sich immer mehr in die Länge und wachsen zu dünnen, schmalen Strängen aus, bleiben aber durch geraume Zeit an ihren lateralen Enden mit einander in Verbindung. Allmählich verschmälert sich aber das Mittelstück immer mehr, vielleicht wird es auch beim Längenwachstum der beiden Spangen verbraucht und schließlich erfolgt hier eine vollständige Trennung der Spangen. So hat sich die Knospe in eine dorsale und ventrale Hälfte getheilt. Die dorsale Tochterknospe reicht etwas weiter nach außen als die ventrale, und beide rücken allmählich gegen die obere, bezw. untere Fläche des Extremitätenstummels.

Eine Wiedergabe der zahlreichen und mannigfaltigen Querschnittsbilder, die man von der allmählichen Ausbildung und Ablösung der Muskelknospen erhält, habe ich unterlassen, weil sie doch zum Verständnis des Processes kaum wesentlich beitragen würden. Ich habe nur in Fig. 8 ein Querschnittsbild gegeben, das dem Stadium der Skizze 7 *d* entspricht. Man sieht an der Basis des Extremitätenstummels das ventrale Ende eines Myotoms, das bei *ek* endigt, und sieht ferner bei *mk* die Muskelknospe, die mittels der dorsalen Spange mit dem Myotom zusammenhängt. Von der ventralen Spange ist auf diesem Schnitt nichts zu sehen: sie wird erst auf dem nächstfolgenden sichtbar. Der Einschnitt unterhalb der dorsalen Spange zwischen *ek* und *mk* entspricht dem Fenster, das die Wurzel der Knospe durchbohrt. Solche Bilder können leicht zu irrigen Auffassungen über die Bildung und Ablösung der Knospen führen, und es erfordert ein sorgfältiges Studium der ganzen Schnittserien, um sich über die thatsächlichen Verhältnisse Klarheit zu verschaffen.

Bei *Pristiurus* lösen sich die Knospen verhältnismäßig rascher von den Myotomen ab, und vielleicht dürfte damit in Zusammenhang

zu bringen sein, dass die Umbildungen, welche sie erfahren, sich etwas anders gestalten als bei *Torpedo*. Es scheint nämlich, dass die Knospen bei *Pristiurus* erst nach ihrer Ablösung Sichelform annehmen, dass dann die beiden Enden der Sichel zu langen Spangen auswachsen und dass also zu keiner Zeit die Knospen eine Durchlöcherung zeigen. Die weiteren Umbildungen sind aber bei *Pristiurus* dieselben wie bei *Torpedo*. Auch hier trennen sich schließlich die beiden Spangen von einander und legen sich der dorsalen bzw. ventralen Oberfläche des Extremitätenstummels ziemlich dicht an. Wie bei *Torpedo* hängen auch bei *Pristiurus* die Knospen an ihren äußeren Enden längere Zeit zusammen, und endlich besteht auch in so fern eine Übereinstimmung, als die dorsalen Knospen weiter lateralwärts reichen als die ventralen.

Über die nächstfolgenden Veränderungen der Muskelknospen liegen in der Litteratur keine Angaben vor. BALFOUR bemerkt nur, dass die Muskelknospen bald nach ihrer Ablösung undeutlich werden und ihre ursprüngliche Selbständigkeit aufgeben; er meint indessen, dass es »kaum zu bezweifeln sei, dass sie das Gewebe für die Muskeln der Gliedmaßen liefern«. Auch bei DOHRN finde ich nur die Bemerkung, dass die Umwandlung der Zellen der Muskelknospen erst erfolge, »wenn alle einzelnen Knospen an ihrer definitiven Stelle angekommen sind«.

Wie erwähnt, wachsen die Knospen bald nach ihrer Trennung zu langen, dünnen Strängen aus. Diese Stränge liegen Anfangs nahezu parallel neben einander, so dass eine Linie, welche die medialen Enden derselben verbindet, ungefähr dieselbe Länge hat wie eine Verbindungslinie ihrer lateralen Enden. Es gilt dies in gleicher Weise für die Brustflosse wie für die Bauchflosse, und eben so für *Pristiurus* wie für *Torpedo*. Bald aber ändert sich dieses Verhältnis. Diese Änderung der Verlaufsrichtung der Knospen betrifft in weit höherem Grade die Brustflosse als die Bauchflosse. Bei einem *Pristiurus*-embryo von 20 mm Länge liegen die Knospen der Brustflosse noch fast ganz parallel neben einander und zeigen nur in so fern gegen früher eine Differenz ihrer Richtung, als sie nicht mehr direkt nach außen, sondern schief von vorn und innen nach hinten und außen ziehen. Aber schon bei einem Embryo von 22 mm und noch mehr bei einem solchen von 22,5 mm Länge divergieren sie in auffallender Weise an ihren freien Enden, während sie mit ihren basalen Enden an der Wurzel der Flosse enger an einander treten. Sie zeigen eine ähnliche Anordnung, wie sie an Fig. 9 von

einem etwas älteren Acanthiasembryo zu sehen ist. Bei noch älteren Embryonen treten sie an ihren basalen Enden noch näher an einander und zeigen also gegen den freien Rand der Flosse eine noch stärkere Divergenz. Es haben sich also die dorsalen und ventralen Knospen zu zwei über einander liegenden Fächern geordnet: den dorsalen Fächer wollen wir als Fächer der Streckknospen, den ventralen als Fächer der Beugeknospen bezeichnen.

Ähnlich verhalten sich die Knospen der Bauchflosse, nur treten sie an der Basis der Flosse nicht so nahe an einander und die Fächerbildung erfolgt später als bei der Brustflosse. So sehe ich noch bei einem *Pristiurus*embryo von 23—24 mm Länge die Knospen noch fast ganz parallel neben einander liegen, und erst bei einem Embryo von 28 mm Länge bilden sie einen deutlichen Fächer. Die Bauchflosse bewahrt also die ursprünglichen Verhältnisse länger und reiner als die Brustflosse.

Das von *Pristiurus* Gesagte gilt in wesentlich derselben Weise auch von *Torpedo*. Bei einem Embryo von *Torpedo ocellata* von 16,5 mm Länge konvergiren die Knospen der Brustflosse nur ganz unmerklich gegen die Wurzel der Flosse, während sie bei einem Embryo von 21 mm Länge (Fig. 11) schon einen deutlichen Fächer bilden.

Diese Umordnung der Knospen geht Hand in Hand mit der allmählichen Ablösung der Flossen vom Rumpfe und, da diese bei der Brustflosse viel weiter geht als bei der Bauchflosse, erklärt sich auch die stärkere Konvergenz ihrer Knospen. Auch dies gilt in gleicher Weise für *Pristiurus* wie für *Torpedo*; denn wenn sich auch hier beim erwachsenen Thier und bei älteren Embryonen die Brustflossen mit sehr langer Basis am Rumpf und selbst noch am Kopf befestigen, so sitzen sie doch in jüngeren Stadien dem Rumpf mit tief eingeschnürter Basis auf (vgl. Fig. 11). Bei den Squaliden erfolgt die Einschnürung der Extremitätenbasis von hinten nach vorn. Den Beginn dieses Processes kann man schon an der in Fig. 9 abgebildeten Brustflosse eines Acanthiasembryo erkennen. —

Wir wollen nun auf einen Augenblick die Knospen verlassen und den übrigen Bestandtheilen der Flossen unsere Aufmerksamkeit schenken.

Was zunächst die Ektodermfalte des Flossenrandes betrifft, so erreicht sie namentlich an der Brustflosse von *Torpedo* eine ganz außerordentliche Breite (vgl. Fig. 12 und 13). Sie umzieht als ein platter Saum den ganzen freien Rand der Flosse, ist aber nicht

überall von gleicher Breite. Am besten kann man dies aus Fig. 11 erschen, wo die beiden Randlinien *ef* die Breite der Ektodermfalte anzeigen.

Das Mesoderm, das die Grundlage der Flosse bildet und das, wie wir gesehen haben, aus der visceralen Seitenplatte hervorgegangen ist, hat in demselben Maße, als die Flosse gewachsen ist, an Mächtigkeit gewonnen. Anfangs ist es an der Wurzel der Flosse am lockersten gewebt und verdichtet sich mehr und mehr gegen den freien Rand. Allmählich gewinnt es aber auch an der Basis der Flosse eine größere Konsistenz und füllt dann als eine ziemlich dichte Bindegewebsmasse den ganzen zwischen dorsalem und ventralem Knospenfächer gelegenen Raum aus. Die weiteren Veränderungen dieser Gewebsmasse wollen wir zunächst an Sagittalschnitten durch die Brustflosse von *Torpedo ocellata* untersuchen. Fig. 12 stellt einen Theil eines solchen Schnittes von einem Embryo von 17 mm Länge dar. Die Form der Flosse bringt es mit sich, dass man Theile aus verschiedener Tiefe auf einem und demselben Schnitt zu sehen bekommt. Ich habe aber gerade aus diesem Grunde Schnitte durch Torpedoembryonen zu den Zeichnungen verwendet, weil ich sonst eine viel größere Zahl von Bildern hätte geben müssen: die Figur zeigt also, je weiter nach rechts, um so mehr peripherisch gelegene Theile der Flosse. Unter dem Ektoderm sieht man, von diesem nur durch eine dünne Lage von Mesodermzellen getrennt, zunächst eine Reihe von Muskelknospen *dmk* und *rmk*. In der Mitte der Flosse, ungefähr gleich weit von der dorsalen wie von der ventralen Fläche entfernt, sieht man eine sehr derbe Bindegewebsmasse, die gegen die Basis der Flosse (nach links zu) ziemlich scharf abgegrenzt ist, gegen den Rand nach rechts aber bis zur Ektodermfalte hinzieht. Dieses, den Raum zwischen dorsalem und ventralem Knospenfächer füllende Gewebe zeigt keine Andeutung einer weiteren Differenzirung. Anders ist es schon bei einem etwas älteren Embryo. Das nächste Bild (Fig. 13) zeigt uns einen Sagittalschnitt durch die hintere Hälfte der Brustflosse eines Embryo von *Torpedo ocellata* von 21 mm Länge: links sind wieder mehr centralwärts, rechts mehr peripheriewärts gelegene Theile der Flosse getroffen. Die Muskelknospen haben sich in den mehr centralen und mittleren Partien schon zu Muskeln umgewandelt, wovon später noch die Rede sein wird. In den tiefst gelegenen Theilen (bei *bp*) hat die centrale Mesodermmasse schon den Charakter von embryonalem Knorpel oder wenigstens eines Gewebes angenommen, das mehr

einem Knorpelgewebe als gewöhnlichem embryonalen Bindegewebe gleicht. Dann folgt eine Strecke, in der sich die centrale Mesoderm-masse in einzelne scharf von einander gesonderte Stränge von rundlichem Querschnitt getheilt hat, und endlich noch weiter nach außen treffen wir dieselbe indifferente Gewebsmasse, die wir schon von früher her kennen. Wie eine genaue Durchmusterung der Serie lehrt, sind die rundlichen Zellmassen im mittleren Theile des Bildes nichts Anderes als die Querschnitte der Anlagen der Flossenstrahlen. Dies geht auch aus den Schnitten, die ich von einem etwas älteren Torpedoembryo, einem Embryo von 24 mm Länge, besitze, ganz unzweifelhaft hervor. Aus Fig. 13 kann man ersehen, dass jeder Strahl in der Mitte zwischen einer dorsalen und ventralen Knospe entsteht.

Der Knorpel an der Basis der Flosse ist ungegliedert und stellt einen langgestreckten Stab dar, der lateralwärts, wie auch aus Fig. 13 zu entnehmen ist, in kontinuierlichem Zusammenhang mit den Anlagen der Flossenstrahlen steht. Diesen Stab an der Basis der Flosse hat BALFOUR als Basipterygium bezeichnet und wir können also sagen: die Anlage des Flossenskelettes besteht bei Torpedoembryonen von 21 und 24 mm Länge aus dem in der Wurzel der Flosse gelegenen Basipterygium und den, diesem lateral ansitzenden Radien.

Ganz dasselbe lehren auch Schnittserien durch *Pristiurus*-embryonen; auch hier findet sich Anfangs zwischen dem dorsalen und ventralen Fächer der Muskelknospen eine einheitliche, nicht weiter differenzirte Masse derben embryonalen Bindegewebes: sowie aber die Muskelknospen sich in Muskeln umzuwandeln beginnen, gliedert sich diese centrale Bindegewebsmasse in einen an der Basis der Flosse verlaufenden, knorpelähnlichen Stab, das Basipterygium, und die davon ausgehenden Radien. Auch hier entwickeln sich die Radien stets zwischen je einer Streck- und einer Beugeknospe. Der jüngste *Pristiurus*-embryo, der diese Anlage der Radien erkennen ließ, hatte 27 mm Länge: bei einem Embryo von 24 mm Länge konnte ich noch nichts davon sehen.

Ich muss jetzt noch Einiges über die weiteren Umbildungen der Muskelknospen nachholen. Wie erwähnt, stellen dieselben Anfangs epitheliale Stränge dar, die, je länger sie werden, um so deutlicher an ihren freien Enden kleine birnförmige Anschwellungen zeigen (vgl. Fig. 9 und 11). Diese enthalten meistens ein kleines Lumen (Fig. 12 und 13 rechts und besitzen durch längere Zeit einen gegen die

centrale Mesodermmasse gerichteten Fortsatz. Dieser Fortsatz stellt einen Rest des ursprünglichen Verbindungsstranges der Streck- und Beugeknospen dar. Bei jüngeren Embryonen kann man auch in der That noch eine kontinuierliche Verbindung der zusammengehörigen Streck- und Beugeknospen sehen. An den lateralen Anschwellungen bewahren die Muskelknospen am längsten ihren ursprünglichen epithelialen Charakter. In einiger Entfernung davon, also gegen die Basis der Flosse, beginnen sich zur Zeit, wo die centrale Mesodermmasse sich in der oben angegebenen Weise zu gliedern beginnt, die Epithelzellen der Knospen in Muskelzellen umzuwandeln. Diese Umwandlung erfolgt zuerst an der den Radien und dem Basipterygium zugewendeten Seite der Knospen, wobei diese sich zugleich etwas verbreitern (vgl. Fig. 11). Obwohl ich es nicht für unwahrscheinlich halte, dass auch die äußeren Theile der Knospen sich in Muskelfasern umwandeln, kann ich doch nicht die Möglichkeit ausschließen, dass sie sich später im Bindegewebe auflösen. Jedenfalls müsste ihre Umbildung in Muskelfasern sehr viel später erfolgen, als die der tiefer gelegenen Theile.

An mehreren Embryonen von *Pristiurus* und eben so an einem *Acanthias*embryo konnte ich mich überzeugen, dass die Hornfasern der Squalidenflossen mesodermale Bildungen sind. Sie entstehen dicht unter der Epidermis der Flossen, aus der oberflächlichsten Schicht der Cutiszellen. Dass sie nicht dem Ektoderm den Ursprung verdanken, geht daraus hervor, dass das Ektoderm sich ganz gewöhnlich bei der Härtung vom Mesoderm abhebt und dass doch dadurch die Fasern keine Störung ihrer Anordnung und ihres Verlaufes erleiden. An Querschnitten sieht man der oberflächlichsten Lage der Cutis eine dünne, glashell durchsichtige Schicht aufliegen, die sich, jeder einzelnen Hornfaser entsprechend, in Form eines kleinen Höckerchens emporhebt. Ich habe in Fig. 10, welche einen Theil einer *Acanthias*flosse bei stärkerer Vergrößerung zeigt, die Hornfasern (*hf*) gezeichnet. Von einem Theil der Flosse habe ich das Ektoderm abgezogen und man sieht nun der Cutis die Hornfasern aufliegen und sich, ohne eine Änderung in ihrem Verlauf zu erfahren, unter den noch zurückgebliebenen Rest des Ektoderms (*e*) hinein erstrecken. Würden sie von den basalen Enden der Epidermiszellen aus entstanden sein, so müssten sie doch wohl durch den Eingriff abgerissen oder wenigstens aus ihrer Lage gebracht worden sein.

Was die Nerven der Flossen betrifft, so stammen dieselben von

den ventralen Ästen eben so vieler Spinalnerven, als sich Urwirbel an der Bildung der Flossen betheiligen. Sie treten stets zwischen zwei Myotomen in die Flosse ein, verlaufen dann eine Strecke weit ungetheilt nach außen, um sich schließlich in je einen Ast für die Streckknospen und einen für die Beugeknospen zu spalten. Es sind also Anfangs nur halb so viel Nerven als Knospen vorhanden (Fig. 12); später aber sieht man in der Nachbarschaft jeder Knospe einen Nerv (Fig. 13) und es muss sich also jeder Streck- und Beugenerv abermals getheilt haben.

Die weiteren Umbildungen des Flossenskelettes über das zuletzt geschilderte Stadium hinaus habe ich nicht genauer untersucht. Ich habe mich aber an Präparaten von Acanthiasembryonen überzeugt, dass zuerst das Basipterygium in echten Knorpel umgewandelt wird und dann erst die Radien. Ferner habe ich gesehen, dass das Basipterygium der Brustflosse schon bei Embryonen von 42 mm Länge aus zwei Stücken zusammengesetzt ist. Ich halte es für wahrscheinlich, dass nicht das Basalstück des Metapterygiums allein, wie BALFOUR angiebt, sondern alle drei Basalstücke aus dem Basipterygium hervorgehen. Im Hauptresultat stimme ich aber mit BALFOUR überein; dieses fasst er in die Worte zusammen: „During the first stage of its development the skeleton of both fins may thus be described as consisting of a longitudinal bar running along the base of the fin, and giving off at right angles series of rays, which pass into the fin.“

Meine Beobachtungen über die ersten Stadien der Entwicklung des Flossenskelettes stimmen mit den Angaben DOHRN's in mehreren wichtigen Punkten überein. Namentlich möchte ich hervorheben, dass schon DOHRN gefunden hat, dass »sich die ersten Spuren der Verknorpelung an der Basis der Flossen zeigen«, und dass »sich zwischen je zwei Muskelportionen ein Knorpelstrahl gegen die äußere Peripherie der Flosse« vorschiebt. Wenn er indessen schreibt, dass die Strahlen »an ihrer Basis so nahe an einander liegen, dass sie wie ein einziger Knorpel erscheinen, von dem aus die Strahlen distalwärts auszuwachsen scheinen«, so ist dies in so fern nicht richtig, als an der Flossenbasis in der That schon zur Zeit der ersten Differenzirung des Skelettes ein einheitlicher Knorpel existirt, der am lateralen Rand mit den Anlagen der Strahlen kontinuierlich zusammenhängt.

Die mitgetheilten Beobachtungen haben mich veranlasst, an den Skeletten erwachsener Thiere die Flossenstrahlen zu zählen. Ich

fand nun an beiden Brustflossen und eben so an den Bauchflossen eines erwachsenen *Pristiurus* 22 Strahlen: an einem zweiten Skelet zählte ich an den Brustflossen 21 Strahlen, wobei es aber nicht auszuschließen war, dass der erste aus zweien verschmolzen war; hinsichtlich der Bauchflossen konnte ich nicht sicher entscheiden, ob 21 oder 22 Strahlen vorhanden waren. Die gefundenen Zahlen stimmen mit den Zahlen der ungetheilten Muskelknospen gut überein: nach der oben gegebenen Darstellung der Entwicklung des Flossenskelets war dies auch kaum anders zu erwarten.

An der Brustflosse eines *Acanthias*embryo habe ich (Fig. 9) 21 Muskelknospen gezählt: an den Brustflossen eines erwachsenen Thieres zählte ich nun beiderseits gleichfalls 21 Flossenstrahlen, also genau so viel, als beim Embryo Muskelknospen vorhanden waren.

Bei *Torpedo marmorata* dürfte, wie früher aus einander gesetzt wurde, die Zahl der Knospen, die sich an der Bildung der Brustflossen betheiligen, 52, und die Zahl der für die Bauchflossen bestimmten Knospen 20 betragen. An der Brustflosse eines kleinen, nur 16 cm langen Exemplars meiner Sammlung habe ich nun in der That ungefähr 52 Strahlen zählen können: jedenfalls sind mehr als 50, sicher aber nicht mehr als 54 Strahlen vorhanden. An der Bauchflosse desselben Thieres (eines Männchens) habe ich 16 gewöhnliche und einen großen Radius (das *Pterygopodium*) gezählt, der allem Anscheine nach aus drei oder vier Radien verschmolzen war. An einem trocken aufbewahrten Skelet eines 27 cm langen Exemplars aus dem Wiener Hofmuseum, an dem jedoch wegen der Art der Aufbewahrung die Zählung nicht ganz sicher auszuführen war, glaubte ich an der Brustflosse 54, an der Bauchflosse 18 Strahlen zählen zu können. Bekanntlich sind bei *Torpedo* alle Strahlen der Brust- und Bauchflosse gegen den freien Rand der Flossen gespalten.

Aus den angeführten Thatsachen geht wohl zur Genüge hervor, dass die Zahl der Flossenstrahlen keineswegs von so nebensächlicher Bedeutung ist, wie bisher allgemein angenommen wurde. Denn es hat sich ergeben, dass die Zahl der Strahlen gleich ist der doppelten Zahl der Urwirbel, die sich an der Bildung der Flossen betheiligen. Dieser Satz gilt in gleicher Weise für die Squaliden, wie für die Rajiden. Man ist also im Stande, aus der Zahl der Strahlen einen Schluss auf die Zahl der Urwirbel zu ziehen, die sich an der Bildung der Flossen betheiligt haben. Dass die Zahl der Strahlen nicht immer eine gerade ist, also nicht immer genau das Doppelte der Urwirbelzahl beträgt, wird uns

kaum Wunder nehmen können, wenn wir bedenken, dass bei den Squaliden zwischen den Anlagen der Brust- und der Bauchflosse zahlreiche Abortivknospen vorkommen und dass daher auch die Möglichkeit nahe liegt, dass auch in den Extremitätenanlagen nicht immer alle Knospen sich weiterbilden, sondern vielleicht die eine oder andere, am proximalen oder distalen Ende der Flosse liegende zu Grunde geht. In solchen Fällen wird natürlich die Hälfte der nächst höheren geraden Zahl die Zahl der Urvirbel angeben, die sich an dem Aufbau der Flosse betheiligt haben. Andererseits kann es vorkommen, dass einzelne Strahlen mit einander verschmelzen und ihre ursprüngliche Zahl sich dadurch verringert: dies geschieht sehr viel häufiger an der Basis als in der ganzen Länge der Strahlen und es ist in den meisten Fällen nicht sehr schwer, zu entscheiden, wie viele Strahlen zu einem größeren Stück mit einander verschmolzen sind.

Es war mir nun interessant, zu erfahren, wie sich bei den einzelnen Familien und Arten der Selachier die Flossen in Beziehung auf die Zahl der Strahlen verhalten. Ich habe zu diesem Zweck außer den Skeletten meiner Sammlung eine Reihe von Skeletten des Wiener Hofmuseums und des Berliner zoologischen Instituts untersucht und will die Zählungsergebnisse in Kürze angeben. Die Skelette der Wiener, Berliner und Prager Sammlung sind durch die Bezeichnungen *HS*, *BS* und *PS* unterschieden. Die Ergebnisse sind folgende:

1) *Chimaera monstrosa* (*PS*): Rechte Brustflosse 27, linke 28 Strahlen, möglicherweise Verschmelzung einiger Strahlen im Bereiche des Propterygiums; rechte Bauchflosse 14, linke 13 oder 14 Strahlen und überdies das Pterygopodium.

2) *Chimaera monstrosa* (*BS*): Brustflossen 25—26, Bauchflossen 13—14 Strahlen. Die rechte Brustflosse zeigt in Betreff der Verschmelzung einzelner Knorpelstücke etwas andere Verhältnisse als die linke.

3) *Heptanchus cinereus* (*PS*): rechte Brustflosse 26, linke 27 Strahlen; Bauchflosse 24 Strahlen.

4) *Heptanchus cinereus* (*PS*): rechte Brustflosse 25 Strahlen.

5) *Cestracion galeatus* Günther *HS*: an der Brustflosse hat aller Wahrscheinlichkeit nach eine Verschmelzung einzelner Radien, namentlich an der Basis stattgefunden: das Skelet bietet aber auch abgesehen davon dem Verständnisse Schwierigkeiten. An der Basis zähle ich 15, am Rande etwa 26 Knorpel. Vielleicht hat eine Ver-

schmelzung einzelner Radian an der Basis, eine Theilung anderer an der Peripherie stattgefunden. An der Bauchflosse hat jedenfalls eine Verschmelzung der ersten zwei (links) oder drei (rechts) Radian stattgefunden: unter dieser Voraussetzung sind 18 Radian zu zählen.

6) *Crossorhinus barbatus* Gmelin (*WS*: Brustflosse 20, Bauchflosse 22 Strahlen.

7) *Seyllium stellare* (*PS*): Brustflossen 15 Radian, wobei wahrscheinlich eine Verschmelzung einzelner Radian im Bereich des Propterygiums in Frage kommt, so dass wahrscheinlich 17—18 Radian als ursprünglich vorhanden angenommen werden müssen; Bauchflossen 15—16 Radian und Pterygopodium.

5) *Seyllium stellare* (*PS*): Brustflossen 14 Strahlen. im Übrigen gilt von ihnen dasselbe wie vom vorigen Exemplar.

9) *Seyllium canicula* (*BS*): Brustflossen 15—16, Bauchflossen 16—18 Strahlen.

10) *Mustelus vulgaris* (*PS*): Brustflossen 19—20, Bauchflossen 21 Radian.

11) *Squatina angelus* (*PS*): Brustflossen 52. Bauchflossen 33 Radian und Pterygopodium.

12) *Squatina angelus* (*BS*): Brustflossen 48—50, Bauchflossen ca. 33—35 Strahlen.

13) *Raja clavata* (*PS*, kleines Exemplar): Brustflossen ungefähr 75 getheilte Strahlen, Bauchflossen 20 ungetheilte Strahlen.

14) *Raja eglanteria* Lac. (*WS*): Brustflossen ca. 92 Strahlen, alle getheilt; Bauchflossen 22, wie es scheint, ungetheilte Strahlen.

15) *Trygon sephen* Forsk. (*WS*): Brustflossen 118—124 Strahlen, jeder getheilt; an den hintersten (ob auch an den mittleren und vorderen, war nicht zu konstatiren) theilt sich jeder Strahl wieder in zwei, ja bei einigen jeder Theilstrahl abermals in zwei, so dass jeder primäre Strahl nach der Peripherie in acht Theilstrahlen ausläuft. Bauchflossen ca. 32 (vielleicht 34) Strahlen: wenn nicht alle, so doch die meisten gegen den Flossenrand getheilt.

Mit diesen Angaben möge man auch die bekannten Angaben GEGENBAUR'S vergleichen. Außerdem kommen noch meine früheren Angaben in Betreff der Flossen von *Pristiurus melanostomus*, *Acanthias vulgaris* und *Torpedo marmorata* in Betracht.

Aus dieser Zusammenstellung geht zunächst hervor, dass, wie dies ja seit Laugen bekannt ist, die Zahl der Flossenstrahlen bei den Rajiden sehr viel größer ist als bei den Squaliden. Die größte Zahl wird bei *Trygon* erreicht, wo zugleich die Radian gegen die

Peripherie, wenigstens z. Th., in acht Theilstrahlen zerfallen. Nur *Squatina angelus* macht unter den Squaliden eine Ausnahme und schließt sich ziemlich eng an die Rajiden an; jedoch ist die Zahl der Radien der Bauchflosse viel größer als bei den meisten Rajiden. Unter den Squaliden zeigt *Heptanchus* die größte Zahl der Radien und es wird dadurch die Annahme nahe gelegt, dass eine größere Zahl von Radien ein primitiveres Verhalten andeute. Nur *Chimaera* zeigt noch ein ähnliches Verhalten in Beziehung auf die Brustflosse; indessen ist die verhältnismäßig geringe Zahl der Radien der Bauchflosse hier sehr auffallend.

Nachdem ich gefunden hatte, dass bei *Torpedo* in derselben Weise wie bei *Pristiurus* die Urwirbel sich mit je zwei Knospen an der Bildung der Flossen betheiligen, beunruhigte mich Anfangs die große Zahl der Flossenstrahlen bei *Squatina*, *Raja* und *Trygon*. Denn sowie einerseits eine ganz bestimmte Wechselbeziehung existirt zwischen der Zahl der Urwirbel und der bleibenden Wirbel in der Weise, dass eben so viel Wirbel sich bilden als Urwirbel im Rumpf und Schwanze vorhanden sind, so besteht andererseits eine eben so bestimmte Wechselbeziehung zwischen der Zahl der Urwirbel, die sich an der Bildung der Flossen betheiligen, und den späteren Radien. Es muss also auch eine indirekte Beziehung zwischen der Zahl der Wirbel (selbstverständlich kommen hier nur die Wirbel des Rumpfes in Betracht) und der Zahl der Flossenstrahlen existiren. Diese Wechselbeziehung muss darin zum Ausdrucke kommen, dass nie weniger Rumpfwirbel vorhanden sein können, als der halben Zahl der Flossenstrahlen entspricht. Bei dem gedrungenen Körperbau einer *Squatina* oder *Raja* schien es mir Anfangs nicht sehr wahrscheinlich, dass die Zahl der Rumpfwirbel entsprechend groß sein sollte. Bald aber schwanden meine Bedenken. Zunächst überlegte ich, dass bei *Torpedo* sicherlich alle Muskelknospen zum Aufbau der Flossen verwendet werden, dass also von Abortivknospen hier keine Rede sein kann; sodann fiel mir auf, dass *Torpedo* trotz ihres gedrungenen Körperbaues doch eine größere Zahl von Rumpfwirbeln besitzt als die meisten der viel schlanker gebauten Squaliden. PAUL MAYER giebt die Zahl der Rumpfwirbel von *Torpedo marmorata* auf 40 an. Wir haben nun gefunden, dass sich etwa 52 Muskelknospen an der Bildung der Brustflosse und etwa 20 an der Bildung der Bauchflosse betheiligen, was einer Urwirbelzahl von 36 entspricht. Rechnet man dazu die vier ersten Urwirbel, die keine Knospen bilden, so erhält man 40 Ur-

wirbel des Rumpfes, und diese Zahl entspricht genau der Zahl der Rumpfwirbel des erwachsenen Thieres. Durch dieses Ergebnis wurde ich veranlasst, auch die betreffenden Zahlen von *Raja* mit einander zu vergleichen. Bei der oben erwähnten *Raja clavata* war es mir nicht möglich, die Zahl der Rumpfsegmente festzustellen; an dem Skelet einer anderen, leider nicht näher bestimmten *Raja* meiner Sammlung, hatte ich aber mehr Erfolg. Ich zählte ungefähr 96 Radien an der Brustflosse und ungefähr 22 an der Bauchflosse, zusammen also etwa 118: diese Zahl verlangt 59, oder bei der Annahme, dass auch hier die ersten vier Segmente sich nicht an der Flossenbildung betheiligen, 63 Rumpfsegmente. Bekanntlich verschmilzt nun bei *Raja* eine große Zahl von Wirbeln zu einem einheitlichen Stück, an dem man aber aus der Zahl der Austrittslöcher der Nerven noch die Zahl der mit einander verschmolzenen Segmente erkennen kann. Wenn nun auch die Zählung an dem trocken aufbewahrten Skelet nicht gut zu bewerkstelligen war, so glaube ich mich doch überzeugt zu haben, dass mindestens 64 Rumpfsegmente vorhanden waren. Diese Zahl ist vielleicht sogar noch etwas zu niedrig gegriffen, vielleicht ist aber auch die Zahl der Radien der Brustflosse etwas größer als ich angegeben habe. Jedenfalls zeigt auch diese Berechnung, dass die Zahl der Rumpfwirbel in einem ganz bestimmten Verhältnis zur Zahl der Flossenstrahlen steht. Auch *Squatina* bietet von diesem Gesichtspunkte aus keine Schwierigkeiten. Wir haben hier 52 Strahlen für die Brustflosse und ungefähr 33 für die Bauchflosse gefunden: das erfordert 43 Rumpfwirbel und, wenn man wieder die ersten vier Segmente hinzurechnet, 47. Wenn ich nun auch, ohne das Skelet zu opfern, nicht im Stande war, die Zahl der Rumpfwirbel genau zu erfahren, so kann ich doch mit aller Sicherheit angeben, dass dieselbe mehr als 50, wahrscheinlich sogar 55 beträgt¹. Wenn hier die Rechnung nicht so genau stimmt wie bei *Torpedo* und *Raja*, so ist zu bedenken, dass *Squatina* ein Squalide ist und dass sich daher wohl auch bei ihr, ähnlich wie bei *Pristiurus*, zwischen Brust- und Bauchflosse Abortivknospen bilden dürften. Jedenfalls kann aber, wie aus den angeführten Zahlen hervorgeht, die Zahl dieser Abortivknospen keine sehr große sein. Bei *Trygon* habe ich die Rumpfwirbel nicht

¹ P. MAYER giebt an, dass er bei der einen von ihm untersuchten *Squatina*-Art 43—44, bei der anderen 51—53 Rumpfwirbel gezählt habe. Meine *Squatina* ist also der letzteren Art zuzurechnen: MAYER bezeichnet sie als *Squatina* β.

gezählt; in Anbetracht der für *Torpedo*, *Raja* und *Squatina* festgestellten Befunde verlieren aber auch für *Trygon* meine anfänglichen Bedenken jeden Halt. Für die Rajiden lässt sich also nach dem Gesagten die Zahl der Rumpfwirbel mit annähernder Genauigkeit nach folgender Formel aus der Zahl der Radien der Brust- und Bauchflosse einer Seite berechnen: $\frac{R}{2} + 4 = W$. In dieser Formel bedeutet *R* die Radien und *W* die Rumpfwirbel. —

Die entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen haben gelehrt, dass das Skelet der paarigen Flossen der Selachier Anfangs aus einem an der Basis verlaufenden knorpeligen Stab, dem Basipterygium und den, diesem lateral ansitzenden Radien besteht. Es ist nun ganz wohl möglich, dass bei den Vorfahren der Selachier das Basipterygium in eben so viele Segmente getheilt war, als Flossenstrahlen vorhanden waren. Diese Segmente müssten wir dann als Flossenträger und das Basipterygium als einen Knorpel betrachten, der bei der allmählichen Ablösung der Extremitäten vom Rumpfe aus der Verschmelzung dieser Flossenträger entstanden ist. Wir hätten dann als Ausgangsform für die paarigen Flossen der Selachier und wohl für die paarigen Extremitäten der Gnathostomen überhaupt eine Flosse anzunehmen, die in allen wesentlichen Punkten ihres Baues mit den unpaaren Flossen übereinstimmte. Vielleicht dürfen wir noch einen Schritt weiter gehen und sagen, dass wahrscheinlich bei den Vorfahren der Gnathostomen eine kontinuierliche Seitenflosse bestanden habe, die sich aber im weiteren Verlaufe der phylogenetischen Entwicklung nur an den beiden Enden weiter ausgebildet hat, während sie in der Mitte des Rumpfes allmählich atrophirte.

So werden wir also zu denselben Schlüssen geführt, zu denen schon THACHER und MIVART durch ihre vergleichend-anatomischen, und BALFOUR durch seine entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen gelangt sind. Freilich ist dabei nicht zu vergessen, dass gegen die Annahme kontinuierlicher seitlicher Flossensäume die Thatsache spricht, dass bei allen Selachiern die ersten Anlagen der Extremitäten von einander getrennt sind und bei den Squaliden auch während der weiteren Entwicklung getrennt bleiben. Indessen sind die Thatsachen, die zu Gunsten dieser Hypothese sprechen, so zahlreich und von solchem Gewichte, dass dieselbe nicht ohne zwingende Gründe zurückgewiesen werden kann. Diese Thatsachen sind folgende: 1. die Existenz einer kontinuierlichen Ektodermaltte bei älteren *Torpedo*embryonen: 2. die Bildung von Muskelknospen im

Bereiche des ganzen Rumpfes, vom fünften Segmente angefangen: diese Thatsache fällt um so schwerer ins Gewicht, als bei den Squaliden die Muskelknospen zwischen Brust- und Bauchflosse atrophiren, sich also deutlich als rudimentäre Gebilde dokumentiren; 3) die Konvergenz der Muskelknospen gegen die Flossenbasis zur Zeit der Entstehung der Knospen (vgl. Taf. VII, Fig. 5 und 6), eine Erscheinung, die wohl nur dahin gedeutet werden kann, dass sich die Flossen früher weiter ausgedehnt haben; endlich 4) das Vorhandensein einer größeren Zahl von Radien bei phylogenetisch älteren Selachiern (*Chimaera*, *Heptanchus*) im Vergleich mit höher stehenden Formen (*Pristiurus*, *Scyllium*, *Acanthias* etc.). Die Thatsache, dass die ersten Anlagen der Flossen nicht zusammenhängen und bei den Squaliden auch später nicht in Zusammenhang treten, mag vielleicht als »vorzeitige Sonderung« im Sinne RAY LANKESTER's aufzufassen sein. Auffallend bleibt es immerhin, dass bei den Rajiden die Flossenanlagen sich verbinden, bei den Squaliden aber, die man für älter zu halten gewohnt ist, nicht. Es ist jedoch zu bedenken, dass die Rajiden auch sonst in einzelnen Punkten ihrer Organisation, Eigenthümlichkeiten zeigen, die darauf hinzuweisen scheinen, dass sie sich schon sehr tief vom gemeinsamen Stamme der Plagiostomen abzweigt haben. Sie mögen daher auch in der Entwicklung der Flossen in mancher Hinsicht primitivere Verhältnisse bewahrt haben, als die Squaliden. Freilich würde es viel zu weit gegangen sein, diejenigen Rajiden für die ursprünglichsten und ältesten zu halten, die die größte Zahl von Radien aufweisen.

Es drängt sich nun die Frage auf, wie sich diese Ansichten zu der bekannten Hypothese GEGENBAUR's verhalten.

GEGENBAUR's Hypothese besteht, streng genommen, aus zwei nur lose mit einander verbundenen Theilen. Im ersten Theil wird der Versuch gemacht, die Extremitäten von Kiemenbogen abzuleiten und zu zeigen, in welcher Weise der Extremitätengürtel aus dem Bogen, die freie Extremität aus den Kiemenstrahlen hervorgegangen sind. Der zweite Theil der Hypothese beschäftigt sich mit der weiteren Aus- und Umbildung der Extremitäten und mit der Ableitung der verschiedenen Extremitätenformen von der Form des biserialen Archipterygiums.

Was den ersten Theil betrifft, so haben schon die Beobachtungen BALFOUR's gelehrt, dass der von GEGENBAUR unternommene Versuch mit den thatsächlichen Befunden nicht in Einklang gebracht werden kann; und alle späteren Untersuchungen haben die Unhaltbarkeit dieses

Theils der Hypothese immer wieder aufs Neue dargethan. Allerdings mag es richtig sein, dass der Schultergürtel aus einem Kiemenbogen entstanden ist, an welchem dann die Brustflosse sekundär einen Anschluss gefunden hat, — eine Möglichkeit, die auch von gegnerischer Seite zugestanden worden ist. Dagegen würde auch die ausgiebigste Anwendung cänogenetischer Principien nicht genügen, um etwas Ähnliches für den Beckengürtel und die freie Extremität zu erweisen. BALFOUR hat in seiner Arbeit über die Entwicklung des Skelets der paarigen Flossen der Selachier die Einwände, die von Seiten GEGENBAUR'S und v. DAVIDOFF'S gegen seine Hypothese vorgebracht wurden, eingehend erörtert und ich kann mich, nachdem ich selbst die Entwicklung der Flossen untersucht habe, diesen Erörterungen nur vollinhaltlich anschließen.

Etwas anders steht es vielleicht mit dem zweiten Theile der GEGENBAUR'Schen Hypothese. Zwar wird die Bedeutung des Archipterygiums durch die Ergebnisse der entwicklungsgeschichtlichen Forschungen sehr wesentlich eingeschränkt, indem es sich zeigte, dass wir in ihm keineswegs die primitivste, ursprünglichste Form der paarigen Flossen erblicken dürfen; aber es wäre doch immerhin möglich, dass dasselbe eine Art Übergangs- oder Durchgangsform darstellte, von der sich dann die Extremitäten der höheren Wirbelthiere ableiten ließen. Mit anderen Worten: es erhebt sich die Frage, ob nicht aus der Stammform der paarigen Extremitäten, als welche wir uns eine Flosse vorstellen dürfen, die aus einer größeren Zahl gleichwerthiger Radien bestand, deren jeder auf einem selbständigen Flossenträger saß, eine Flosse vom Bau des biserialen Archipterygiums und aus dieser die mannigfachen Extremitätenformen der höheren Wirbelthiere sich entwickelten. Eine endgültige Antwort auf diese Frage wird sich erst geben lassen, wenn die Entwicklung der paarigen Extremitäten der höheren Wirbelthiere besser bekannt sein wird, als dies gegenwärtig der Fall ist.

Sowie die Dinge heute liegen, lässt sich nur sagen, dass sich aus einer Flosse, welche nach dem Typus der unpaaren Flossen gebaut war, eine Flosse vom Bau des uniserialen oder biserialen Archipterygiums entwickeln konnte. Wie aus jener Flosse das uniserialle Archipterygium entstehen konnte, lässt sich aus der individuellen Entwicklung vermuthen; für die Entstehung des biserialen Archipterygiums lagen, wie mir scheint, zwei Möglichkeiten vor. Erstens konnte sich ein Radius mit seinem Flossenträger stärker ausbilden, als seine Nachbarn und diese konnten dann in ein mehr

oder weniger inniges Abhängigkeitsverhältnis zu diesem Hauptradius treten: oder aber, es konnten die Flossenträger zu einem einheitlichen Basipterygium verschmelzen und von den Radien konnte eine größere oder geringere Zahl um das distale Ende dieses Basipterygiums an dessen dem Rumpfe zugewendete Seite treten: in diesem Falle würde das Basipterygium zum Hauptradius werden.

Wichtig für das Verständnis der Entstehung des biserialen Archipterygiums scheinen mir die interessanten paläontologischen Forschungen der neuesten Zeit zu sein. FRITSCH hat gefunden, dass die Brustflossen der Xenacanthiden nach dem Typus des biserialen, die Bauchflossen nach dem des uniserialen Archipterygiums gebaut sind. Von besonderem Interesse aber ist, dass die beiden kleinen, unpaaren, hinter dem After gelegenen »Steuerflossen« (Afterflossen) in ihrem Bau eine ganz unverkennbare Ähnlichkeit mit den paarigen Flossen zeigen: ja, es würde vielleicht nicht sehr schwierig sein, in sie das Schema des biserialen Archipterygiums hinein zu konstruieren. Sie lassen uns verstehen, in welcher Weise sich die Theile einer Flosse, die aus parallel neben einander liegenden Radien bestand, umbilden und umordnen können, um eine Flossenform zu geben, wie sie uns in den paarigen Flossen entgegentritt.

Ich habe in nebenstehender Figur die rechte Brust- und Bauchflosse und die erste Steuerflosse eines Xenacanthus nach FRITSCH abgebildet. Die Brustflosse (*a*) zeigt denselben Typus, wie die Ceratodusflossen, besteht also aus einem Hauptstrahl und den diesem in zwei Reihen aufsitzenden Nebenstrahlen; nur ist sowohl der Hauptstrahl als die präaxiale Reihe der Nebenstrahlen kürzer als bei Ceratodus. Die Bauchflosse (*b*) zeigt den uniserialen Typus und scheint bei Orthacanthus und Pleuracanthus einfacher gebaut zu sein, als bei Xenacanthus. Obwohl nun die Brustflossen den Bau des biserialen Archipterygiums zeigen, glaubt FRITSCH doch aus gewissen Varietäten, welche der Hauptstrahl zeigt, den Schluss ziehen zu sollen, dass die Xenacanthiden von Formen abstammen, deren »paarige Flossen aus einer Reihe ursprünglich neben einander liegender Strahlen« bestanden haben. In dieser Beziehung haben also die paläontologischen Forschungen zu denselben Schlüssen geführt, wie die embryologischen.

Über die systematische Stellung der Xenacanthiden bemerkt FRITSCH: »In Erwägung der Übereinstimmung im Schädelbaue, der Gegenwart von sieben Kiemenbögen und der Ausbildung der Pterygo-

podien kommen wir zu der Überzeugung, dass die Xenacanthiden die Ahnen der Notidaniden sind.«

Auf anderem Wege als GEGENBAUR und BALFOUR hat DOHRN dem Problem der Phylogenie der paarigen Flossen näher zu treten gesucht. DOHRN sucht zunächst zu beweisen, dass die unpaaren Flossen zuerst paarig gewesen seien, dass also bei den Vorfahren der Wirbelthiere sowohl am Rücken, als am Bauche je zwei seitliche Flossen bestanden haben. Die dorsalen seitlichen Flossen sollen an den Rändern der Medullarrinne gesessen haben und später, in Folge des Verschlusses dieser Rinne, zur Verwachsung gekommen sein. Die ventralen Flossen sollen Anfangs gleichfalls in der ganzen Ausdehnung des Körpers paarig gewesen sein: bis zum After seien sie

Fig. 13.



a rechte Brustflosse, b rechte Bauchflosse, c erste »Steuerflosse« (Afterflosse) von *Xenacanthus Decheni* Goldf. nach FRITSCH.

auch später paarig geblieben. darüber hinaus aber in Folge der Rückbildung und des Schwundes des postanaln Darmes zu einem unpaaren ventralen Flossensaum verschmolzen. DOHRN geht dann noch weiter; er fragt: waren denn diese Flossen von Hause aus wirklich Falten? Indem er sich nun auf die Thatsache beruft, dass eine größere Zahl von Urwirbeln an der Bildung der Flossen theilhaftig ist und dass man auch in der Art der Innervation eine deutliche Metamerie erkennen kann, glaubt er sich zu dem Schlusse berechtigt,

dass die Flossen aus der Verschmelzung zahlreicher, metamerisch angeordneter, parapodienartiger Fortsätze entstanden sind.

DOHRN's Hypothese gründet sich, wie man sieht, auf eine Menge von Einzelhypothesen, die alle erst bewiesen werden müssten, bevor man sich zur Annahme des Ganzen entschließen könnte. Als eine Hypothese für sich muss ich die Annahme betrachten, dass die unpaare dorsale Flosse aus der Verschmelzung zweier getrennter Flossensäume entstanden sei; als eine Hypothese für sich muss ich auch die Annahme betrachten, dass die ventralen Seitenflossen hinter dem After in Folge des Schwundes des postanaln Darmes zu einer einheitlichen, unpaaren Flosse verschmolzen seien; endlich muss ich es auch als eine ganz selbständige, mit den anderen in gar keinem notwendigen Zusammenhang stehende Hypothese bezeichnen, dass die Flossen aus ursprünglich getrennten, parapodienähnlichen Fortsätzen hervorgegangen seien. Von diesen Hypothesen gründet sich die zweite selbst wieder auf die Hypothese, dass der After eine Neubildung und aus der Verschmelzung zweier Kiemenspalten entstanden sei. Für keine dieser Hypothesen lassen sich, so weit meine Erfahrung reicht, aus der Entwicklungsgeschichte Beweise beibringen. Die unpaaren Flossen werden von Hause aus unpaar angelegt und nichts weist auf eine Verschmelzung aus paarigen Flossen hin. Wie ich der Darstellung P. MAYER's über die unpaaren Flossen der Selachier entnehme, hat CUNNINGHAM auf Grund einer Beobachtung an jungen pelagischen Telostierlarven versucht, die Annahme DOHRN's, dass die unpaare ventrale Flosse aus der Verschmelzung der paarigen ventralen Seitenflossen hervorgegangen sei, zu widerlegen. CUNNINGHAM fand nämlich an solchen, noch mit einem mächtigen Dottersack versehenen Larven zwischen den Anlagen der Bauchflossen einen unpaaren präanalen Flossensaum, ein Befund, der sich mit der Hypothese DOHRN's nicht in Einklang bringen ließ. Wie PAUL MAYER hervorhebt, sind derartige Befunde schon in größerer Zahl in der Litteratur verzeichnet und es sind auch bei den Ganoiden präanale Flossensäume (von BALFOUR und PARKER bei *Lepidosteus* und von PARKER bei *Acipenser*) beschrieben worden. Ich kann letztere Angabe nach meinen Untersuchungen an eben ausgeschlüpften und an einige Tage alten Störlarven bestätigen. Der unpaare ventrale Flossensaum beginnt hier an der hinteren Fläche des Dottersackes und zieht zwischen den Anlagen der Bauchflossen bis zur Schwanzspitze nach hinten; auf der Höhe des Saumes mündet, weit hinter dem Dottersack, die kurze Kloake. — Aber

auch bei *Torpedo marmorata* habe ich den unpaaren ventralen Flossensaum zwischen und unabhängig von den beiden Anlagen der Bauchflossen beginnen sehen. Wenn es auch hier keinen präanalen Flossensaum giebt, so kann man doch bei Embryonen von 15 mm Länge den ventralen unpaaren Flossensaum so weit nach vorn reichen sehen, dass ein Schnitt, der unmittelbar hinter dem After durch den Embryo gelegt wird, sowohl das distale Ende der Bauchflossen, als das proximale Ende des erwähnten Saumes zeigt. P. MAYER glaubt nun allerdings in derartigen Befunden keinen Beweis gegen die Richtigkeit der DOURN'schen Hypothese erblicken zu müssen, da man kein Recht habe, »eine Hautfalte für eine Flosse zu erklären«: zu einer Flosse gehöre auch Muskulatur und, wo diese fehle, dürfe man nicht von einer Flosse sprechen. Freilich kommt er mit dieser Definition gleich selbst ins Gedränge; er meint, die Fettflosse der Salmoniden dürfe man noch als Flosse bezeichnen, »obwohl sie nach LA VALETTE nur Bindegewebe enthält«; es sei »eben die Annahme erlaubt, dass sie in früheren Perioden Muskulatur besessen« habe. Wer verbietet nun aber anzunehmen, dass jene unpaaren ventralen Flossensäume »in früheren Perioden Muskulatur besessen« haben? Etwa die Hypothese? Und wo bleibt bei derartigen Schlussfolgerungen die Konsequenz? Die ganze DOURN'sche Schule hat es seiner Zeit mit Freuden begrüßt, als BALFOUR gefunden zu haben glaubte, dass bei den Selachiern die paarigen Flossen zunächst in Form kontinuierlicher, seitlicher Ektodermfalten in die Erscheinung treten: war doch diese Beobachtung geeignet, der GEGENBAUR'schen Kiemenbogentheorie vollends den Boden zu entziehen! Damals wurde einer einfachen Ektodermfalte eine große Bedeutung beigemessen; jetzt aber, wo eine solche Falte einer Hypothese DOURN's in die Quere kommt, wird sie für bedeutungslos erklärt.

(Fortsetzung folgt.)

Erklärung der Abbildungen.

Tafel IV.

Durchwegs Embryonen von *Pristiurus melanostomus*.

- Fig. 1. Sechste Kiemenfurche in Bildung. Schnitt durch den fünften Urwirbel.
 Fig. 2. Ein Theil desselben Schnittes.
 Fig. 3. Theil eines Schnittes durch einen Embryo mit 50—51 Urwirbeln.
 Fig. 4. Schnitt durch einen Embryo mit 63 Urwirbeln.
 Fig. 5. Embryo mit 63 Urwirbeln. Dieselbe Serie wie Fig. 4.
 Fig. 6. Embryo mit 52 Urwirbeln.
 Fig. 7 und 8. Aus einer Serie durch einen Embryo, der etwas älter war als der der Fig. 4 und 5.
 Fig. 9. Embryo mit ungefähr 74 Urwirbeln, Höhe des Pankreas.
 Fig. 10. Embryo mit ca. 83 Urwirbeln, Höhe des Pankreas.
 Fig. 11. Derselbe Embryo.
 Fig. 12. Derselbe Embryo.
 Fig. 13. Embryo mit 87 Urwirbeln.
 Fig. 14. Eine Strecke der parietalen Seitenplatte eines Embryo von ca. 56 Urwirbeln. Schnitt durch die Lebergegend. Vergr. 375.

Fig. 1, 9, 10, 11 und 12 Vergr. 150, Fig. 2, 3, 4, 5, 6 und 13 Vergr. 300.

Tafel V.

- Fig. 1. *Pristiurus*. Mindestens 100 Urwirbel. Vergr. 150.
 Fig. 2. *Torpedo ocellata*. Vergr. 108.
 Fig. 3. - - - Vergr. 375.
 Fig. 4. - - - Vergr. 220.
 Fig. 5. *Pristiurus*. 22—23 mm lang. Vergr. 150.
 Fig. 6. - 27 mm lang. Vergr. wie Fig. 1.
 Fig. 7. - 31 mm lang. Vergr. wie Fig. 1.
 Fig. 8. - 25,3 mm lang. Vergr. wie Fig. 1.
 Fig. 9. - 19 mm lang. Vergr. 300.
 Fig. 10. - 25,3 mm lang. Vergr. wie Fig. 1.
 Fig. 11. - 25,3 mm lang. Vergr. 300.
 Fig. 12. - 21,6 mm lang. Vergr. wie Fig. 1.

Bezeichnungen der Tafel IV und V.

l_1 und l_2 rechtes und linkes Leberdivertikel; *oml*, *ons* Vena omphalomesent. dextra und sinistra; *cc.p* V. cardinal. post.; *sp/f* Spiralklappe oder Falte; *d.p* Ductus pancreaticus; *cv* Stamm der vereinigten Dotter- und Subintestinalvene;

av A. vitellina; *Ch* Leibeshöhle; ** Proliferationsstellen der parietalen Seitenplatten; *sg* Spinalganglion; *syg* sympathisches Ganglion; *uw* Urwirbelanschnitt; *mc* Mesodermwulst der Anlage der Brustflosse; *pa* Pankreasanlage; *ef* Ektodermfalte der Anlage der Brustflosse; *mh* Muskelknospe; *nl* N. lateralis; *l* Leber; *ao* Aorta; *cu, cu₁* Cutislamelle; *vm* ventrale Mittellinie; *el* Elastica interna KÖLLIKER; *v, h* vorn, hinten; *ch* Chorda; *dl* dorsale Längsleiste; *vw* ventrale Spinalnervenzwurzel; *ia* Intervertebralarterien; *m* Muskulatur; *vl* ventrale Längsleiste; *ee* Elastica externa (KÖLLIKER).

Tafel VI.

- Fig. 1. *Pristiurus*. 24 mm lang. Ungefähr 6.—8. Ganglion. Vergr. 150.
 Fig. 2. Dieselbe Serie. 9.—11. Segment. Vergr. 150.
 Fig. 3. *Pristiurus*. Ungefähr 11.—13. Ganglion. Vergr. 150. Länge des Embryo ca. 28 mm.
 Fig. 4. *Pristiurus*. Vergr. 150.
 Fig. 5. - Vergr. 150.
 Fig. 6. - Vergr. 108. Embryo ca. 31 mm lang.
 Fig. 7. - Vergr. 108. Embryo ca. 34 mm lang.
 Fig. 8. - Vergr. 108. Embryo ca. 34 mm lang.
 Fig. 9. *Scyllium canicula*. 41 mm lang. Vergr. 300
 Fig. 10. - 53 mm lang. Vergr. 300 } medianer
 Fig. 11. - 61 mm lang. Vergr. 300 } Sagittalschnitt.
 Fig. 12a. - 41 mm lang. Vergr. 300 } seitl. Sagittalschnitt.
 Fig. 12b. - 61 mm lang. Vergr. 300 } Knorpel d. Außenzone.

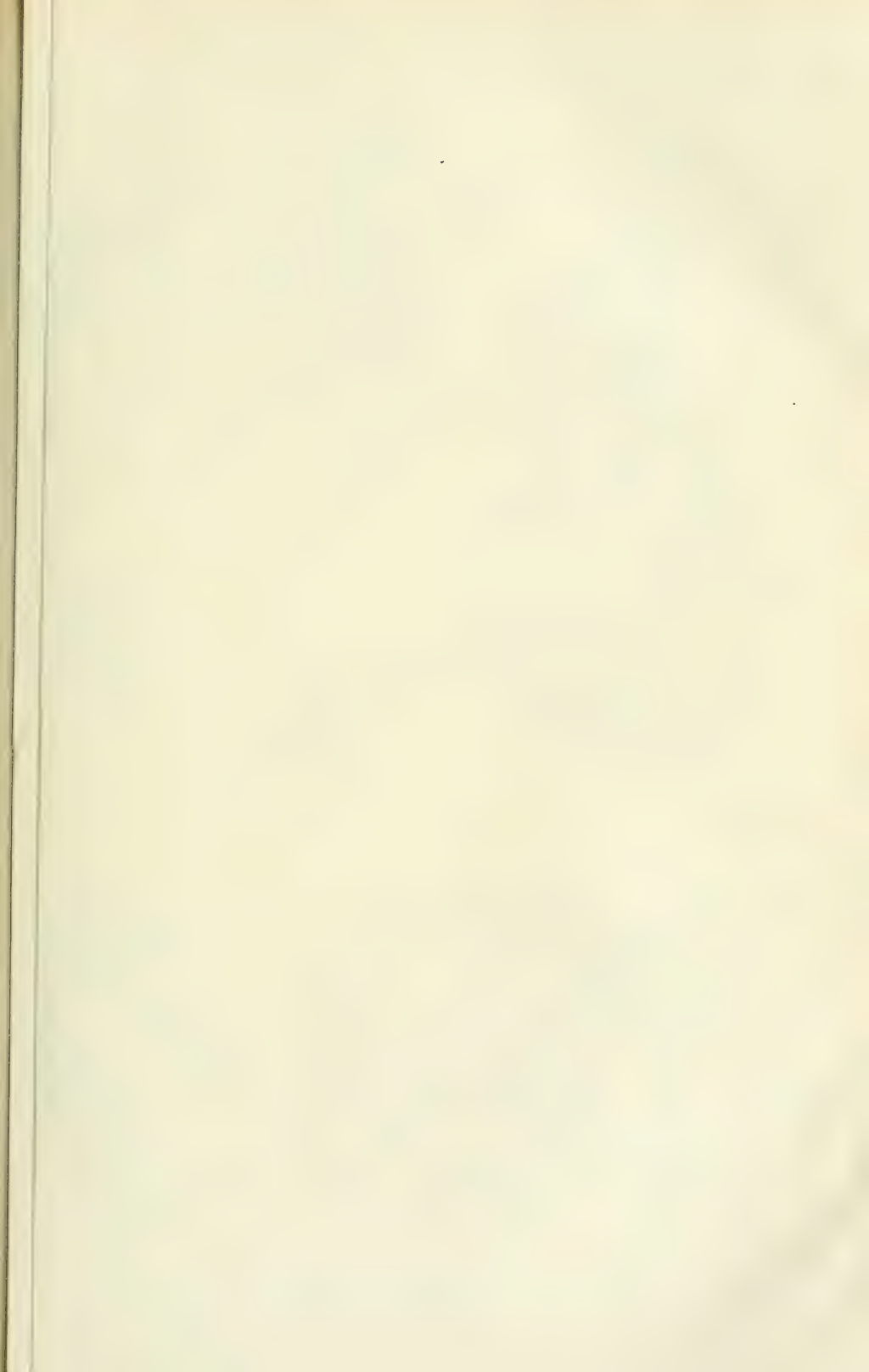
tp Tunica propria chordae (Elastica s. Limitans interna); *ts* Tunica skeletogena chordae; *vw, dw* ventrale und dorsale Spinalnervenzurzel; *sp* Spinalganglion; *rp* Rippe bez. Rippenanlage; *dl, vl* dorsale und ventrale Längsleiste; *ssl* Seitenstrang des Rückenmarkes; *db, vb* dorsale und ventrale Bogen, bez. ventrale Bogenstümpfe; *ic* Intercalarstücke; *sl* Seitenlinie; *ic* Interrenalkörper; *wg* WOLFF'scher Gang; *mg* MÜLLER'scher Gang; *uc* Urdarmkanälchen; *p* Peritoneum; *mh* horizontales Muskelseptum; *rl* Ramus lateralis vagi; *ao* Aorta; *vc* Vena caudalis.

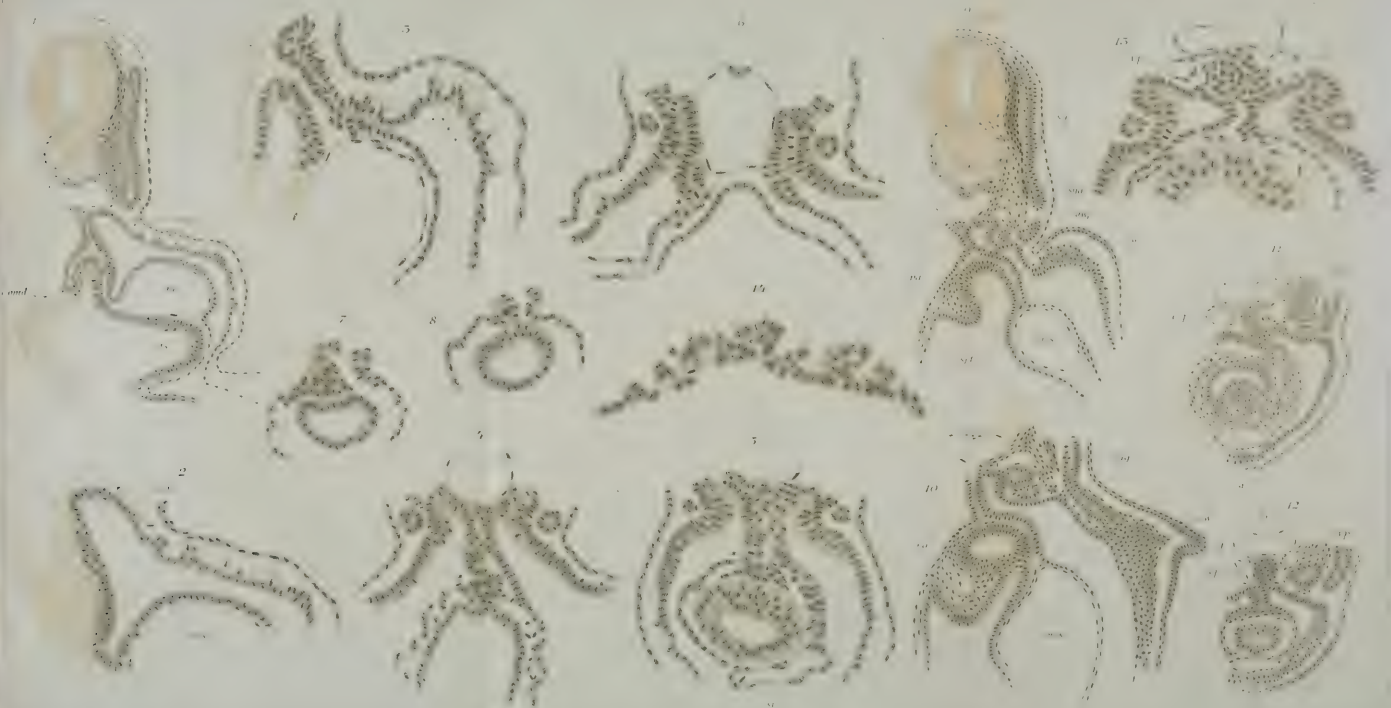
Tafel VII.

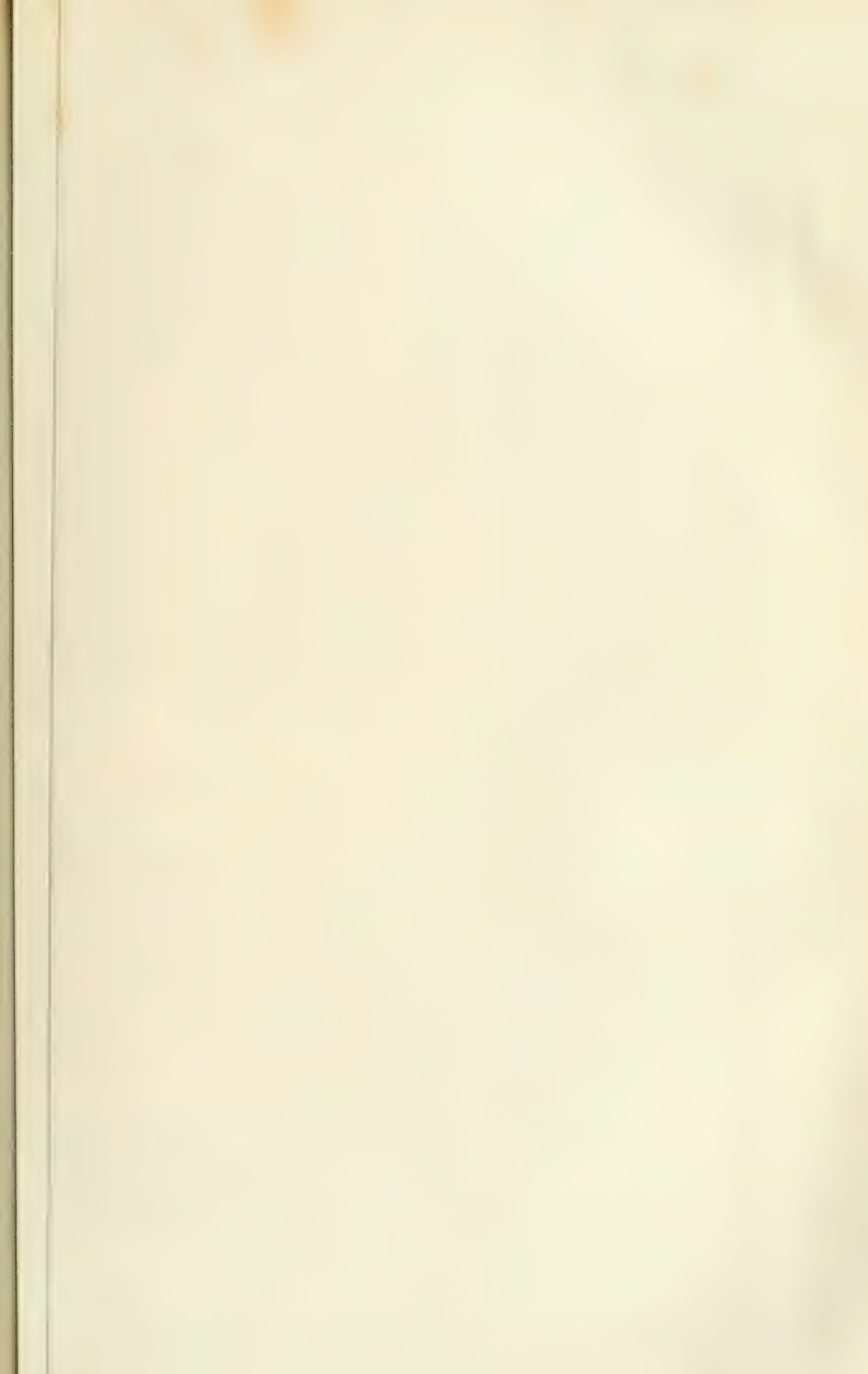
- Fig. 1. Querschnitt durch das ventrale Ende der Hautmuskelplatte und eine Muskelknospe eines *Pristiurus*embryo von ca. 94 Urwirbeln. Vergr. 150.
 Fig. 2. Sagittalschnitt durch die ventralen Enden zweier Myotome mit den Muskelknospen. *Pristiurus*embryo von 96—97 Urwirbeln. Vergr. 150.
 Fig. 3. Dessgleichen durch zwei weiter hinten gelegene Myotome desselben Embryo. Vergr. 150.
 Fig. 4. Stück der linken Brustflosse eines Embryo von *Torpedo ocellata* von 12 mm Länge. Schwache Vergrößerung.
 Fig. 5. Distales Ende der linken Brustflosse und Anfang der Zwischenstrecke eines Embryo von *Pristiurus* von 18,5 mm Länge.
 Fig. 6. Rechte Bauchflosse eines *Pristiurus*embryo von 18,5 mm Länge.
 Fig. 7. Sechs Muskelknospen eines Embryo von *Torpedo marmorata* von 15 mm Länge; sämtlich von der Brustflosse. Die ersten vier nach Plattenmodellen, die letzten zwei nach Pauskonstruktionen gezeichnet.

- Fig. 8. Querschnitt durch die Brustflosse eines Embryo von *Torpedo marmorata* von 15 mm Länge. Vergr. 150.
- Fig. 9. Linke Brustflosse eines *Acanthias*embryo.
- Fig. 10. Zwei Muskelknospen desselben Embryo, z. Th. in Muskelfasern umgewandelt.
- Fig. 11. Linke Brustflosse eines Embryo von *Torpedo ocellata* von 21 mm Länge.
- Fig. 12. Sagittalschnitt der Brustflosse eines Embryo von *Torpedo ocellata* von 17 mm Länge.
- Fig. 13. Sagittalschnitt der Brustflosse eines Embryo von *Torpedo ocellata* von 21 mm Länge.

ef Ektodermfalte am freien Rande der Flossen; *g* Grube an der vorderen Muskelknospe; *hf* Hornfasern; *m* Myotom; *mk* Muskelknospen; *dmk*, *vmk* Streckknospen bezw. Beugeknospen; *mf* Muskelfasern; *n* Nerven; *ug* Urnieren-gang; *uw* Urwirbel; *ve* vordere Extremität; *evp* hintere Kardinalvene.

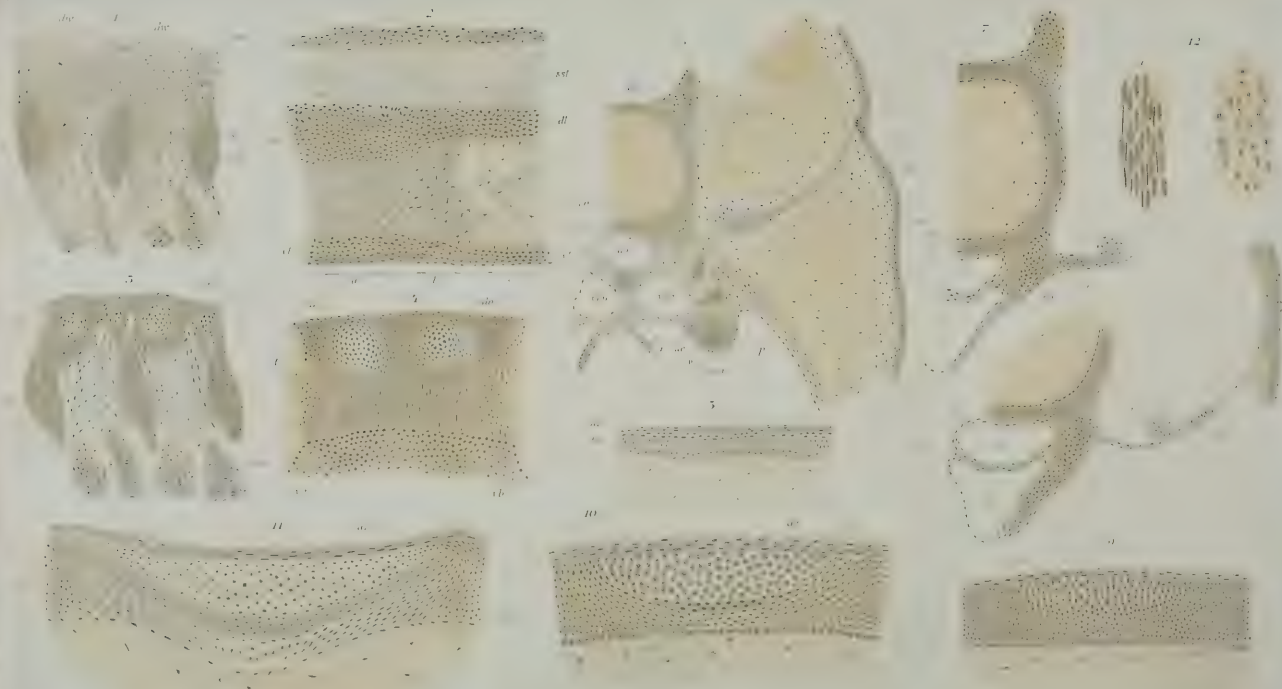
















Besprechung.

Prof. Dr. G. Retzius, Biologische Untersuchungen. Neue Folge. II.
53 Druckseiten mit 16 Tafeln und 9 Figuren im Text. Fol. —
Verlag von F. C. W. Vogel in Leipzig. 1891. M. 30,—.

Inhalt:

- 1 Zur Kenntnis des centralen Nervensystems der Würmer (mit Taf. I—X).
- 2 Zur Kenntnis des centralen Nervensystems von *Amphioxus lanceolatus* (mit Taf. XI—XIV).
- 3 Zur Kenntnis des centralen Nervensystems von *Myxine glutinosa* (mit Taf. XV—XVI).

In der vorliegenden Abhandlung giebt RETZIUS als Fortsetzung seiner Untersuchungen über das Nervensystem der Crustaceen eine eingehende Schilderung der Vertheilung der Ganglienzellen, des Verhaltens ihrer Fortsätze sowie des Faserverlaufes im Allgemeinen im Bauchstrang einiger Anneliden, und daran schließt sich an eine Schilderung der gleichen Verhältnisse im Rückenmark der niedersten Wirbelthiere: des *Amphioxus* und der *Myxine*. Die Beobachtungen sind mit der Methylenblaumethode angestellt. RETZIUS ließ bei seinen Untersuchungen das Centralnervensystem der betreffenden Thiere in seiner natürlichen Lage; es wurde durch Längsschnitte durch das ganze frisch getödtete Thier freigelegt. RETZIUS hat die seither bekannt gewordenen Thatsachen, welche in den Arbeiten von NANSEN, RHODE, HALLER, EISIG u. A. vorliegen und von BIEDERMANN in letzter Zeit geschildert wurden, bestätigen und denselben in vielen Punkten Neues zufügen können.

I. Würmer. Abgesehen von den speciellen Verschiedenheiten, welche das Centralnervensystem der untersuchten Formen zeigt, die in der Zahl, Form und Distanz der einzelnen Ganglien bestehen, läßt der Bau des einzelnen Ganglions doch einen einheitlichen Typus erkennen.

Die wesentlichen Theile des Ganglions: Ganglienzellen, Nervenfasern und Punktsubstanz zeigen sich im Wesentlichen bei Polychaeten und Oligochaeten in so fern verschieden angeordnet, als die Punktsubstanz bei Polychaeten nicht nur median, sondern hauptsächlich in den peripheren Theilen des Ganglions angeordnet ist. Bei Hirudineen bildet sie centrale Platten, die durch quere Kommissuren verbunden sind. Dieselben sind an ihren Rändern und ihrer ventralen Fläche von Ganglienzellen umlagert. In dieser Anordnung der Punktsubstanz schließt sich *Aphrodita* an die Hirudineen an, und diese Formen stellen einen vermittelnden Zustand zwischen anderen Polychaeten und Crustaceen dar.

Die Ganglienzellen, an Größe sehr verschieden, sind als seitliche und mediane zu unterscheiden. Sie bilden in der Regel bilateral symmetrische Gruppen,

haben birnförmige Gestalt und sind unipolar. Dabei giebt aber der einzige, meist medianwärts verlaufende Fortsatz in der Regel eine größere Anzahl kleiner Nebenfortsätze ab, welche sich sofort auflösen und in die Punktsubstanz übergehen, in welcher ihre Verästelungen mit freien Enden aufhören.

Der große Fortsatz der Ganglienzelle setzt sich nach Abgabe dieser Zweige in einen Nervenfortsatz fort. Dieser letztere bleibt entweder auf der gleichen Seite, oder tritt nach Kreuzung mit dem Fortsatz der korrespondirenden anderseitigen Ganglienzelle auf die Gegenseite über. Er tritt entweder direkt in den peripheren Nerven des entsprechenden Ganglions aus, oder biegt in längsverlaufende Fasern um, welche in den Längskommissuren des Bauchstranges weiterziehen. Auch gabelige Theilung des Nervenfortsatzes beschreibt RETZIUS bei Hirudo und Aulastomum, bei welchen aus jedem Ganglion zwei Paare peripherer Nerven austreten. Es geht dann stets der eine der beiden Theiläste in die vordere, der andere in die hintere Nervenwurzel über. Weiterhin treten Fasern durch die peripheren Nerven in den Bauchstrang ein, welche sich in demselben T-förmig in eine nach vorn und eine nach hinten ziehende Faser theilen, ähnlich wie die sensiblen Wurzeln bei höheren Wirbelthieren. Von diesen Fasern kann RETZIUS nicht aussagen, ob sie von peripheren Ganglienzellen aus zum Bauchstrang treten. Zuweilen konnte nachgewiesen werden, dass die eine der T-förmig sich theilenden Fasern sich dendritisch auflöste, die andere aber war zu einer Ganglienzelle des Bauchstranges verfolgbar. Andere eigenthümliche Fasern schildert RETZIUS bei Aulastomum und Hirudo. Dieselben theilen sich, nachdem sie ins Ganglion eingetreten sind, in zwei Äste, von welchen der eine auf die andere Seite hinüber tritt. Beide Fasern biegen dann nach vorn oder hinten um und enden dick knopfförmig, nachdem sie eine große Anzahl von kleinen Ästchen zur Punktsubstanz abgegeben haben.

Die Punktsubstanz besteht aus einem feinsten Faserwerk, welches in jedem Ganglion dreifachen Ursprunges ist. Erstens wird sie gebildet durch die eben genannten Nebenfortsätze der Ganglienzellen des betreffenden Ganglions. Ferner besteht sie aus den dendritischen Verästelungen der durch die peripheren Nerven ins Ganglion eintretenden Fasern, und endlich bezieht sie Fasern von den in den Längskommissuren aus- und eintretenden Nerven.

Zwei Folgerungen, die RETZIUS aus seinen Befunden zieht, kann ich mich nicht anschließen. Zunächst erblickt RETZIUS in den kolbigen Enden der feinsten Fasern der Punktsubstanz das definitive Ende der betreffenden Fasern. Dies ist nicht begründet, da das Methylenblau sehr wohl nur eine Strecke einer Nervenfaser färben kann, andere Strecken aber nicht färbt. Dies wird gestützt durch die Thatsache, dass viele nervöse Fasern, z. B. einige der sogenannten kolossalen Fasern, sich nicht färben. Andererseits giebt RETZIUS an, dass in der Punktsubstanz die Fasern der Fortsätze benachbarter Zellen nicht mit einander zusammenhängen, kein anastomosirendes Netzwerk bilden, sondern dass ihre gegenseitigen Beziehungen als Kontaktwirkung aufzufassen sei. Diese Auffassung wird durch die Thatsachen nicht bewiesen, vielmehr scheint die Annahme von direkten Anastomosen die ungezwungener. — Außer nervösen Fasern werden auch Stützzellen gefärbt, theils in der Hülle des Bauchstranges, theils im Inneren, sie stellen dann meist die Ganglienzellen umstrickende verästelte Elemente dar, die nach Verblasseu der Ganglienzellen sich intensiv färben.

II. Amphioxus. Die sehr interessante zweite Abtheilung der Abhandlung

lehrt uns den Bau des Rückenmarkes aus der hinteren Körperhälfte von *Amphioxus lanceolatus* kennen. Nach Besprechung der früheren Arbeiten giebt Verf. seine Befunde.

Die Fasern des Rückenmarkes verlaufen meist longitudinal; sie lassen einen mittleren Raum frei, in dem die Ganglienzellen liegen.

RETZIUS schildert verschiedene Formen von Ganglienzellen, welche sich mit Methylenblau färben: 1) Kolossale Ganglienzellen: birnförmig oder unregelmäßig gestaltet, unpaar, einzeln und segmental angeordnet, entsprechend den Austrittsstellen der sensiblen Wurzeln. Ein Hauptfortsatz ist nervöser Natur, viele kleine Nebenfortsätze verästeln sich sofort und endigen bald. Sie sind nach RETZIUS als Protoplasmafortsätze nicht nervös; eine Begründung dafür giebt RETZIUS nicht. Der Hauptfortsatz verläuft schräg zur anderen Seite nach vorn bis fast zur Oberfläche des Markes, giebt hier kleine Nebenfortsätze ab, die in Längsfasern übergehen; dann biegt er spitzwinklig um, verläuft wieder auf die andere Seite und setzt sich in eine längsverlaufende kolossale Faser fort. 2) Mittlere Ganglienzellen, quer oder schräg angeordnet, bipolar. Der eine Fortsatz geht nach Theilung oder direkt in die sensible Wurzel über; die Zellen sind gruppenweise angeordnet und es tritt immer ein Bündel solcher Fortsätze mehrerer Zellen in eine Wurzel aus. Ein Theil der Fasern geht in Längsfasern des Markes über. Die anderseitige Faser, ebenfalls in Längszüge der anderen Seite übergehend, hält RETZIUS nicht für nervös. 3) Mediane multipolare Zellen, ein Hauptfortsatz nur selten nachweisbar. 4) Eine Reihe paariger Zellen, die je einen Fortsatz nach vorn, einen nach hinten abgeben; ebenfalls in sensiblen Wurzeln austretend. Zuweilen theilt sich ein Ast in zwei Zweige, von welchen je einer in zwei auf einander folgende sensible Wurzeln austritt. RETZIUS erblickt hierin einen Anschluss an das Verhalten bei Hirudineen. 5) Zellen von pyramidalen Gestalt, median angeordnet, Fortsatz lateralwärts zur Oberfläche des Rückenmarkes gehend, dann ventral umbiegend und nicht weiter verfolgbar. Die Natur dieser Zellen ist unklar.

Ferner sind ungefärbte Epithelzellen nachweisbar und Pigmentzellen von zweierlei Art.

Die Fasern des Rückenmarkes, longitudinal verlaufend, sind in den oben genannten kolossalen Fasern vertreten. Ihr Ende ist nicht nachweisbar, sie werden schwächig, varicös und verschwinden unter den anderen Längsfasern. Außerdem jederseits zwei Bündel varicöser Fasern, ein äußeres und ein inneres, dickeres. Dieselben stammen aus den bipolaren Ganglienzellen. Außerdem färben sich schräg verlaufende Fasern, besonders solche, die in die sensiblen Wurzeln übergehen und verschiedener Herkunft sind. —

RETZIUS erblickt in den zwei Reihen Ganglienzellen, die je einen nach vorn und hinten verlaufenden Fortsatz abgeben, die Homologa der Spinalganglien höherer Vertebraten.

Die motorischen Wurzeln, welche in einzelnen Fasern das Rückenmark verlassen, sind im Inneren des Rückenmarkes nicht verfolgbar. Sie treten an einer hügelartig prominenten Stelle aus dem Rückenmark, hier sind sie von körnigem Plasma umgeben und, hakenartig umbiegend, nicht weiter erkennbar. Jedenfalls ist ihr Zusammenhang mit Ganglienzellen im Inneren des Rückenmarks kein direkter.

Der periphere Verlauf der motorischen Fasern wird genau geschildert. Die Fasern theilen sich in dorsale und ventrale Äste, welche sich in varicöse

quergestreifte Fasern auflösen, die zu den Muskelplatten verlaufen, ohne dass hier besondere Endplatten bestehen.

III. *Myxine*. Das Rückenmark von *Myxine glutinosa* zeigte nach Methylenblaubehandlung so wenig charakteristische Anordnung der Ganglienzellen und des Faserverlaufes, dass daraus noch kein abgeschlossenes Bild geboten wird. Die dorsale Fläche des Rückenmarkes lässt varicöse Fasern von transversalem Verlauf erkennen. Sie beginnen an der Mittellinie, oder überschreiten diese und verlaufen lateralwärts. An der Seitenkante des Rückenmarkes biegen sie ventralwärts um. Unter dieser Lage finden sich longitudinale Faserzüge in dicker Schicht. Dieselben bestehen aus theils varicösen, dünnen —, theils aus dicken, glatten Fasern. Die um den Centralkanal angeordneten Ganglienzellen zeigen sich in verschiedenen Formen. Jederseits vom Centralkanal findet sich ein fortlaufendes Band von ovalen oder spindelförmigen, meist quer gestellten bipolaren Zellen, deren einer Fortsatz medialwärts, der andere lateralwärts verläuft. Ferner finden sich Zellen mit drei oder vier Fortsätzen. Die Zellen sind im Ganzen klein, aber von sehr verschiedener Größe. Unmittelbar neben dem Centralkanal liegen mittelgroße, drei- oder vierstrahlige Zellen, die zuweilen eine Andeutung von segmentaler Anordnung erkennen lassen. Auch unipolare Zellen sind nachweisbar.

Die Fortsätze der mittelgroßen Zellen verlaufen zum Theil quer, zum Theil longitudinal, um dann lateralwärts umzubiegen. Ihre Hauptfortsätze sind selten mit Sicherheit zu unterscheiden.

Motorische und sensible Ganglienzellen sind nicht sicher unterscheidbar. Neurogliazellen färben sich zum Theil. Andererseits sind die kolossalen Achsen-cylinder stets ungefärbt.

Daraus ergibt sich einerseits, dass die Blaufärbung nicht beweisend ist für den nervösen Charakter des Gewebes, andererseits, dass nicht alles nervöse Gewebe sich färbt.

In Betreff der motorischen und sensiblen Wurzeln giebt RETZIUS an, dass die dorsalen nach ihrem Eintritt ins Rückenmark sich dichotomisch in je einen nach hinten und vorn verlaufenden Fortsatz theilen, gerade wie bei höheren Wirbelthieren. Ein Zusammenhang mit Ganglienzellen im Rückenmark ist nicht nachweisbar, was bei dem Vorhandensein von Spinalganglien auch nicht zu erwarten ist. Die ventralen Wurzeln lassen sich ein Stück weit ins Rückenmark verfolgen, theilen sich nicht, ein Zusammenhang mit Ganglienzellen ist nicht erkennbar.

Das Rückenmark von *Petromyzon* zeigt mit dem von *Myxine* übereinstimmende Verhältnisse.

Wenn wir aus diesen Thatsachen vom Rückenmark der *Myxine* und des *Amphioxus* auch vorerst nicht weitere Schlüsse ziehen können, so ist doch durch diese Beobachtungen eine Grundlage gebildet und der Weg vorgezeichnet, auf welchem fortschreitend wir allmählich unsere Kenntniss von dem complicirten Faserverlauf im Centralnervensystem der Wirbelthiere weiter ausbauen können.

Heidelberg, im Juli 1892.

Dr. F. Maurer.

Die Grenzlinien der Pleurasäcke und die Lagerung des Herzens bei Primaten, insbesondere bei den Anthropoiden.

Zeugnisse für die metamere Verkürzung des Rumpfes.

Von

Prof. Dr. Georg Ruge,

Direktor der anatomischen Anstalt zu Amsterdam.

Mit 40 Figuren im Text.

Die allseitige Ausdehnung beider Pleurasäcke im thorakalen Rumpfabsnitte ist durch Grenzlinien scharf gekennzeichnet. Diese Linien sind unter dem Namen der »Pleuragrenzen« bekannt: sie bestreichen Skelet- und Weichtheile des Thorax und können demgemäß in ihrer Vollständigkeit nur am Brustkorbe wahrgenommen werden, welcher im Besitze der ihm zugehörigen Organtheile verblieb.

Die Pleuragrenzen helfen die Einsicht in den Aufbau des Rumpfes erweitern. Wir können aus ihnen auf Zustände zurückschließen, welche im engeren Kausalverbande mit Lage und Größe der Lungen stehen.

Es sind andernorts die Gesichtspunkte dargelegt, nach welchen die Aufnahme der Pleuragrenzen für die Morphologie der Säugethiere Bedeutung gewinnt. Ich verweise auf die Arbeit von T. TANJA und auf meine Mittheilungen über Hylobatiden und Prosimier¹. Die

¹ T. TANJA, Über die Grenzen der Pleurahöhlen bei den Primaten und bei einigen Säugethieren. *Morphol. Jahrbuch.* Bd. XVII. 2. Heft. 1891. — G. RUGE, Anatomisches über den Rumpf der Hylobatiden. Aus: *Zoologische Ergebnisse einer Reise in Niederländisch Ost-Indien*; herausgegeben von Dr. MAX WEBER. Bd. I. 2. Heft. 1890. Leyden. — G. RUGE, Der Verkürzungsprocess am Rumpfe von Halbaffen. *Morphol. Jahrbuch.* Bd. XVIII. 2. Heft. 1892.

Litteratur über menschliche Verhältnisse stellte TANJA zusammen, worauf ich mich beziehen darf. Nichtsdestoweniger kehre ich hier und dort zu den Quellen zurück.

Diese Untersuchungen knüpfen direkt an frühere an, sind Ergänzungen derselben; sie beziehen sich hauptsächlich auf Einrichtungen bei den anthropomorphen Affen. Von diesen Formen kam eine stattliche Zahl zur Untersuchung. Die Herren CARL GEGENBAUR und MAX WEBER machten dies möglich. Ich verfügte über zwei Chimpanse und zwei Gorilla, je ein weibliches und je ein männliches Exemplar und über einen Orang. Die Thiere dienten unseren Zwecken in ausgiebigster Weise. Da auch TANJA einen Orang zergliedert hat und über einen Chimpanse hat berichten können, so liegt nummehr das genaue Verhalten bei je zwei Exemplaren von Orang und Gorilla, sowie das bei drei Exemplaren von Chimpanse zu Tage. Diejenigen von Chimpanse und Gorilla sind im Texte und in den Figuren durch Beifügen von Geschlechtszeichen gut unterscheidbar.

TANJA's Untersuchungen am Gorilla beziehen sich auf das männliche, auch hier benutzte Thier. Die damals noch ausstehenden Daten über die Pleuragrenzen dieses Thieres konnte ich mittlerweile in Heidelberg aufnehmen.

Als Nachtrag und Ergänzung der Grenzverhältnisse der Pleurasäcke bei Hylobatiden verwerthe ich den Thatbestand, welchen ich an einem hier verstorbenen weiblichen *Hylobates syndactylus* aufgenommen habe. Auch unterließ ich es nicht, an einigen Affen sowie an menschlichen Leichen die unser Thema streifenden Einrichtungen aufs Neue zu untersuchen, um den Breitegrad individueller Schwankungen genauer abgrenzen zu können. Die Befunde sollen zugleich den Dienst leisten, den Anschluss an den Thatbestand bei den Anthropoiden auffinden zu helfen.

Aus den Ergebnissen erhebt sich ein Gesamtbild, welches auch individuelle Schwankungen deutlich hervortreten lässt. Als Variationen in einem Gebiete des Rumpfes, welches bei Anthropoiden besonders umgebildet ist, locken sie mancherlei Betrachtungen heraus.

Die Pleuragrenzen geben gemeinsam mit den Formzuständen des Thorax eine gute Vorstellung von der Ausdehnung der Lungen. Hierfür wird aber eine umfassende Berücksichtigung der Grenzverhältnisse erforderlich. Sie werden meines Dafürhaltens erschöpfend behandelt, wenn wir uns den folgenden Grenzlinien zuwenden. Zunächst sind die Linien in Betracht zu ziehen, welche durch den

Übergang des mediastinalen Blattes der Pleura in das vertebrale Pleurablatt entstehen. Diese paarige Pleuragrenze bezeichne ich als mediastino-vertebrale oder kurz als vertebrale. Man findet dieselbe in den Lehrbüchern als hintere Grenze aufgeführt. Zweitens ist der Grenzlinie zu gedenken, welche ihre Entstehung dem Übergange des mediastinalen Blattes auf das Sternum oder auf die Sternaltheile der Rippen verdankt. Während diese Grenzlinie bei niederen Formen ihre Lage jederseits auf das Sternum zu beschränken pflegt, so bestreicht sie bei den Anthropoiden und oftmals beim Menschen sowohl letzteres als auch knorpelige Theile sternaler Rippen. Dieser Umstand fordert dazu auf, die ventralen, sternalen Pleuragrenzen, welche die Autoren die vorderen heißen, auch, wo es eben erforderlich ist, als sterno-costale vorzuführen. An den costalen Theil der letzteren schließt sich jederseits die aus dem Übergange der Pleura diaphragmatica zur Pleura costalis gebildete, eigentliche costale Grenzlinie an, welche auch die seitliche genannt wird. Sie erscheint bei niederen Formen in der Regel, bei Anthropoiden und beim Menschen zuweilen von der sternalen (resp. sterno-costalen) Grenzlinie scharf getrennt. Die Trennung liegt dann hinter distalen Abschnitten des Brustbeines oder hinter Sternaltheilen von Rippen. Die sterno-costale Pleuragrenze der Anthropoiden und des Menschen lässt ihren costalen Abschnitt ein- oder doppel-seitig oft so unmittelbar in die costale (laterale) Grenze übergehen, dass eine Absetzung zwischen ihnen nicht anzugeben ist. Da der Costaltheil der sterno-costalen Grenzlinie indessen durch Verlagerungen am Herzen seine Existenz und dadurch eine hohe Dignität gewinnt, so bleibt die Nothwendigkeit einer getrennten Besprechung der zusammenhängenden sterno-costalen und der lateralen, rein costalen Grenzlinien bestehen.

Drittens haben wir diejenige Pleuragrenze zu berücksichtigen, welche an der Vereinigungsstelle der mediastinalen Serosa mit der Pleura diaphragmatica liegt. Diese paarige phrenico-mediastinale Grenzlinie erlangt erhöhtes morphologisches Interesse durch die bei den Anthropoiden sich vollziehende völlige Verschmelzung von Herzbeutel und Zwerchfell, sowie durch die damit im Verbande stehende Umwandlung an der rechten Lunge.

Die vertebralen, die sternalen (resp. sterno-costalen), die costalen und die phrenico-mediastinalen Grenzlinien bewahren stets ihren verschiedenartigen Charakter. Dieser steht im Abhängigkeitsverhältnisse zu den benachbarten Organen, in Wechselbeziehung

zur Form des Brustkorbes. Die sterno-costalen sowie die phrenico-mediastinalen Grenzen sind der Herzlage hochgradig tributär. Diese Umstände erweitern die Aufgabe, indem der Form des Thorax, sowie der Lagerung des Herzens das Augenmerk in so weit zuzuwenden sein wird, als durch sie dem Verständnisse für die Pleuragrenzen vorgebaut wird. Der Lage des Herzens soll hier der zweite Abschnitt gewidmet sein.

I. Grenzlinien der Pleurasäcke an den Wandungen beider Hälften der Thoraxhöhle.

A. Vertebrale Pleuragrenzen.

Diese Grenzlinien erstrecken sich jederseits über die Vorder- oder Seitenfläche des thorakalen Abschnittes der Wirbelsäule. Sie erreichen ihr proximales, orales Ende an derjenigen Stelle, wo die Pleurablätter sich kuppelförmig über die Spitzen beider Lungen ventralwärts erstreckend die Beziehung zur dorsalen Thoraxwand abgeben. Das distale, aborale oder caudale Ende der Grenzlinie ist schärfer markirt, da andere Grenzlinien der Pleura in scharfem Winkel in es einmünden.

1) Proximale Ausdehnung.

Dem Halse zu dehnt die vertebrale Pleuragrenze sich in der Regel jederseits bis auf das Köpfchen der ersten Rippe hin aus. Von hier aus zieht das Pleurablatt ventralwärts und wölbt sich über den sternalen Abschnitt der ersten Rippe hinweg. Bei allen Affen besteht ein etwa gleiches Verhalten wie beim Menschen. Über letzteres berichtet TANJA auf pag. 170.

Die Pleurasäcke ragen über das Capitulum der 1. Rippe in nennenswerther Weise nirgends hinaus. Von ihm aus folgen die Grenzen eine Strecke weit dem Körper dieser Rippe. Durch die starke ventrale Neigung letzterer bedingt, erhebt sich jederseits der Pleurasack in proximaler Richtung über den Sternalrand der Apertura thoracis, ohne jedoch das Niveau des Dorsalthalles der 1. Rippe in proximaler Richtung zu überragen. Der höchste Punkt der Kuppe liegt ebenfalls in der Nachbarschaft des Rippenköpfchens, also dorsalwärts. Die mediale Fläche der Musculi scaleni jederseits überziehend senkt sich das Pleurablatt von der dorsalen Wand her distalwärts und zur ventralen Thoraxwand. In diesem Sinne werden

die Zeichnungen interpretiert werden müssen, auf denen die Pleuragrenzen über den Thorax hinaus weit gegen den Hals zu sich ausdehnen. Auf der Fig. 7 entspricht also die höchst gelegene Stelle des Pleurasackes jeder Körperseite dem proximalen Ende der vertebralen Grenzlinie, welche vor dem Capitulum der 1. Rippe sich befindet.

Beim Chimpanse, Gorilla und Orang traf das Vorgeführte völlig zu.

Nur geringfügige Schwankungen weist das sonst eintönige Verhalten auf. Bei einem *Cercopithecus cynomolgus* blieb das proximale Ende der vertebralen Grenzlinie vom Capit. costae I entfernt. Dies erinnerte an den bei einigen Halbaffen gefundenen Zustand. Bei einem 7 Monate alten Knaben beobachtete ich eine nicht unbeträchtliche Ausdehnung über das Capitulum der 1. Rippe hinaus. Die proximale Ausdehnung der vertebralen Grenzlinien erreicht sonst beim Menschen in der Höhe des Halses der 1. Rippe ihr Ende (PANSCH: sie kann aber dem Halse zu, wie bei jenem Knaben, oder in mehr caudaler Richtung endigend angetroffen werden. Auch Asymmetrien wurden beim Menschen beobachtet (RÜDINGER).

Die Ursache für die Konstanz der Ausdehnung der Lungen dem Halse zu ist in der strengen Fixierung dieses Körperabschnittes zu suchen. Die typische Anzahl der Halswirbel allein lässt jene Eintönigkeit verständlich erscheinen. PANSCH wies darauf hin, dass bei der Persistenz einer freien 7. Halsrippe die Pleurahöhlen weiter proximal sich ausdehnen möchten (Anatom. Vorlesungen pag. 140). Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen über diesen Gegenstand fehlen uns bis jetzt. Ich prüfte ein Objekt, welches links eine 2 cm und rechts eine 5,5 cm lange Halsrippe besaß, auf die Lage der Pleurakuppe, fand jedoch, dass diese wie im normalen Verhalten das Köpfchen der 1. Brustrippe nicht überschritt: trotzdem die rechte Arteria subclavia die 7. Halsrippe passierte. Aus diesem negativen Befunde lässt sich natürlich nichts über einen Zustand entnehmen, welcher das Vorhandensein einer besser entwickelten Halsrippe begleiten mag.

2) Distale Ausdehnung.

Der große Wechsel in der distalen Ausdehnung der Pleurasäcke ist eine Folgeerscheinung von Umwandlungen am Rumpfe. Die Verkürzung desselben, beruhend auf Verminderung thoracolumbalen Wirbel sowie auf der Verschiebung des Beckengürtels längs

des Achsenskelettes in proximaler Richtung, ist als der Hauptfaktor erkannt worden, welcher auch die bemerkenswerthen Verschiebungserscheinungen an den Pleurahöhlen beeinflusst.

In Übereinstimmung mit der metameren Verkürzung des thoracolumbalen Abschnittes der Wirbelsäule vollzieht sich eine proximale Verschiebung der distalen Enden vertebraler Grenzlinien. Darf diese Erscheinung im Großen und Ganzen als sicher erkannt betrachtet werden, so bleibt damit nicht ausgeschlossen, dass nebenbei eine gewisse Selbständigkeit von Ausdehnung der Pleurahöhlen in distale Grenzgebiete sich erhält.

Je weiter distalwärts die vertebralen Pleuragrenzen reichen, um so primitiver ist der jeweilige Befund. Er sollte eigentlich mit einem entsprechend indifferenten Verhalten am Achsenskelette zusammenfallen. Dies ist jedoch keineswegs immer der Fall, woraus wir entnehmen, dass die Ausdehnung der Pleurasäcke nicht allein von der metameren Zusammensetzung des thoraco-lumbalen Abschnittes der Wirbelsäule abhängig sein kann.

Immerhin besitzen wir im Zusammenhalten Beider einen genaueren Maßstab, die Befunde an den vertebralen Grenzlinien gegen einander abzumessen und sie natürlich zu ordnen.

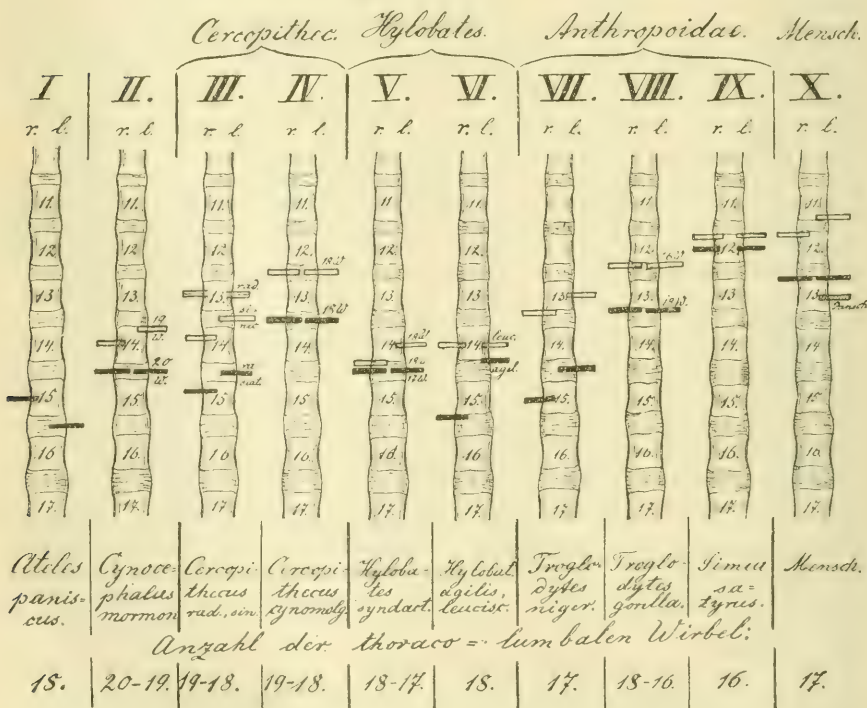
In einer tabellarischen Übersicht lasse ich die bei den Anthropoiden aufgenommenen Thatsachen, sowie diejenigen zum Vergleiche dienstharen Daten folgen, welche bei Primaten überhaupt bekannt geworden sind.

Zur Beurtheilung der distalen Endigungsweisen der vertebralen Pleuragrenzen benutzen wir als Vergleichsobjekt den entsprechenden vertebralen Rumpfabschnitt. Einen passenden Ausdruck für dessen Zusammensetzung erhalten wir zunächst durch die Anzahl der thoraco-lumbalen Wirbel, über welche die Tabelle gleichfalls Aufschluss ertheilt. Es wird sich nachweisen lassen müssen, dass die Pleurasäcke nach Maßgabe der Verminderung jener Wirbelzahl vor weiter proximal gelegenen Segmenten endigen.

	Anzahl			Distales Ende der vertebralen		Bemerkungen
	thoraka-	lumbaler	thor.-lumb.	Pleuragrenze in der Höhe folgender thoraco-lumbaler Wirbel		
	Wirbel	Wirbel	Wirbel	rechts	links	
<i>Ateles paniscus</i>	14	4	18	Mitte 15.	zw. 16. u. 15.	vgl. TANJA, pag. 159
<i>Cynocephalus mormon</i>	13	7	20	zw. 15.—14.	zw. 15. u. 14.	Ibid.
- - ♂	13	6	19	Mitte 14.	prox. 14.	
- sphinx.	13	5	18	prox. 14.	zw. 14.—13.	Ibid. 164
<i>Inuus nemestrinus</i> ♂	13	6	19	prox. 1/3 14.	prox. 14.	
<i>Semnopith. leucopymn.</i>	12	7	19		zw. 14.—13.	Ibid. 164
<i>Cercopithecus radiatus</i>	12	6	18	prox. 1/4 15.	zw. 15.—14.	Ibid. 160
- -				Mitte 14.	zw. 14.—13.	Ibid. 160
- -	12	7	19	Mitte 13.	Mitte 13.	—161 Eigene Beobacht.
- sinicus	13	5	18	prox. 1/4 14.	zw. 14.—13.	vgl. TANJA, pag. 161
- cynom.	12	6	18	zw. 14.—13.	zw. 14.—13.	Ibid. 162
- -	12			zw. 14.—13.	zw. 14.—13.	
- -	12	6	18	Mitte 13.	Mitte 13.	Ibid. 162
- - ♂	13	6	19	Mitte 13.	Mitte 13.	Eigene Beobacht. ¹
- -	12	6	18	zw. 13.—12.	zw. 13.—12.	vgl. TANJA, pag. 162
<i>Hylobates agilis</i>	14	4	18	dist. 15.	dist. 14.	vgl. RUGE, Hylob. pag. 418—419
- lar.	14	4	18	Mitte 15.	dist. 14.	Ibid.
syndactylus ad.	13	5	18	dist. 14.	dist. 14.	Ibid.
- juv.	13	4	17	dist. 14.	dist. 14.	Ibid.
- ♀	13	5	18	dist. 14.	Mitte 14.	Amsterd. Exemplar (Zoolog. Garten)
agilis (helle Var.)	13	5	18	dist. 14.	Mitte 14.	vgl. RUGE, Hylob. pag. 418—419
leuciscus	13	5	18	Mitte 14.	Mitte 14.	Ibid.
<i>Chimpanse</i>	13	4	17	Mitte 15.	zw. 15.—14.	vgl. TANJA, pag. 166
- ♀	13	4	17	Mitte 14.	prox. 14.	Heidelb. Exemplar
- ♂	13	4	17	dist. 13.	Mitte 13.	Amsterd. -
<i>Gorilla</i> ♂	14	4	18	dist. 13.		Heidelb. -
- ♀	13	3	16	dist. 12.	dist. 12.	Amsterd. -
<i>Orang</i> ♂ juv.	12	4	16	Mitte 12.	Mitte 12.	
-	12	4	16	prox. 12.	prox. 12.	vgl. TANJA, pag. 168
Mensch				etwa Mitte des 13.		PANSCH
primitivstes } bekannt				proximal 13. r. u. l.		vgl. TANJA, pag. 194
abgeändertes } gewordenes Verhalten				prox. 12.	dist. 11.	an 42 Objekten aufgenommen)

¹ Die 13. Rippe war jederseits nicht länger als etwa 1 cm; rechts erhielt sie sich als frei bewegliche Spange, indessen sie links dem Wirbel fester verbunden war.

Aus der Tabelle, welche den Thatbestand bei 29 Affen birgt, entnehmen wir mannigfaltige bedeutsame Ergebnisse. Sie betreffen die individuellen Schwankungen im Höhenstande der Distalenden der Pleuragrenzen, betreffen die Verschiedenheiten dieser Verhältnisse innerhalb eines Genus; sie beziehen sich auf die Abweichungen in einer enger zusammengehörigen Gruppe und lassen schließlich den Grad der Differenz im vertebralen Höhenstande der Pleurasäcke bei allen darauf hin untersuchten Primaten deutlich erkennen. Fernerhin erhalten wir aus der Tabelle einen Einblick in bestehende Schwankungen an den beiden Körperhälften verschiedener Individuen. Es ergibt sich aber auch der Grad des Abhängigkeitsverhältnisses distaler Ausdehnung der vertebralen Pleuragrenzen von der Anzahl thoraco-lumbaler Wirbel. Es eröffnet sich schließlich die Möglichkeit, die Zustände bei den Anthropoiden nach verschiedenen Seiten hin einer Prüfung zu unterziehen.



Klarere Übersicht über die in der Tabelle enthaltenen Punkte gewinnen wir, wenn wir die wichtigsten unter ihnen herausgreifen und sie in einer Art von graphischer Darstellung zur Anschauung

bringen. In Schemata von Wirbelsäulen, an denen je der 11.—17. thoraco-lumbale Wirbel angegeben ist, sieht man die bei den verschiedenen Formen bekannt gewordenen primitivsten und je die abgeändertsten vertebralen Grenzverhältnisse eingetragen. Die primitiven Befunde wird man mit einem einfachen, letztere mit einem Doppelstriche bezeichnet finden. Sind diese Striche mit den Zahlen 17, 18, 19 oder 20 versehen, so bedeutet es, dass bei dem durch die jeweilig betroffenen Striche angegebenen Grenzverhalten gleichzeitig so und so viele thoraco-lumbale Wirbel bestanden haben. Alles Andere wird aus dem Schema sich von selbst erklären.

a) Die individuellen Schwankungen distaler Ausdehnung der vertebralen Pleuragrenzen bewegen sich innerhalb der Längenausdehnung von einem und einem halben Wirbel, die Länge der Zwischenwirbelbandscheiben mit inbegriffen. Die größte Schwankung wurde beim Chimpanse wahrgenommen, wo sie die Länge von $1\frac{1}{2}$ Wirbeln und zwei Ligg. intervertebralia ausmacht. In der Länge von einem Wirbel und zwei Ligg. intervertebralia findet die Differenz beim Menschen (links) ihren Ausdruck. Die extremen Zustände sind durch die Länge von einem Wirbel und einem Lig. intervertebrale bei *Cercopithecus radiatus et cynomolgus*, beim Gorilla und Menschen (rechts) gekennzeichnet, durch die Höhe von einem Wirbel und einem halben Ligam. intervert. bei *Cynocephalus mormon* (links), durch die Länge von weniger als der Höhe eines Wirbels bei *Cynocephalus mormon* (rechts), *Hylobates syndactylus* und beim Orang. Beim Orang beträgt die Differenz jederseits eine halbe Wirbellänge, bei *Hylobates syndactylus* dieses Maß jedoch nur auf der linken Körperhälfte. Eine individuelle Verschiedenheit wird rechterseits an drei Exemplaren von *Hylobates syndactylus* vollkommen vermisst.

Die kleinsten individuellen Verschiebungen finden sich bei *Hylobates syndactylus* und beim Orang. Wenn keine Zufälligkeiten vorliegen, so dürfen wir annehmen, dass bei diesen Formen eine strengere Fixation der vertebralen Pleuragrenzen sowie der mit ihnen in Verband stehenden Einrichtungen vorliegt. Und hinwiederum würde das Gegentheil für die Formen hervorgehen, bei denen die individuellen Schwankungen hochgradiger sich gestalteten. Beim Chimpanse, so dürfen wir vermuthen, haben sich eine lebhaftere Bewegung am Rumpfe, ein lebendigeres Umgestaltungsvermögen im Bereiche derjenigen Rumpfabschnitte erhalten, welche die vertebrale Ausdehnung der Pleurasäcke beherrschen. Muthmaßlich ist der Process

der Umgestaltungen hier weniger dem Abschlusse nahe, als bei *Hylobates syndactylus* und Orang, bei denen der Process Stillstand erfahren zu haben scheint.

Für den Gorilla und den Menschen treffen nach den jetzigen Erfahrungen etwa gleiche Grade der Schwankungen zu, welche durch die Längen eines Wirbels und einer Zwischenwirbelbandscheibe sich ausdrücken. Die menschlichen Variationen gestalten sich jedoch noch reichlicher als die beim Gorilla dadurch, dass PANSCH (Anatomische Vorlesungen pag. 139 u. a. O.) in einzelnen Fällen eine Ausdehnung bis zum distalen Rande des Proc. lateralis des 1. Lendenwirbels, das wäre etwa bis zur Höhe der Mitte dieses Wirbels, wahrnahm. PANSCH macht dabei auf das Überschreiten des thorakalen Gehäuses durch die Pleurasäcke aufmerksam; er verschweigt uns aber, ob die betreffenden primitiven Befunde nicht mit 18 thoracolumbalen Wirbeln gepaart gewesen seien. Beide Formen, Gorilla und Mensch, reihen sich zwischen Chimpanse und Orang ein; bei ihnen ist der Grad individueller Variation nicht größer und nicht kleiner als bei niederen Affen, als bei *Cercopithecus* und auch bei *Cynocephalus mormon* (links). Nach TANJA's reichen Erfahrungen, welche ich vollauf bestätigt finde, liegt das distale Ende der vertebralen Grenzlinien beim Menschen in der Regel am distalen Rande oder vor der Mitte des 12. Brustwirbels. Die in Lehrbücher aufgenommene Angabe, dass die Grenzlinie den Hals der 11. Rippe schneite, dürfte als das normale Verhalten nicht anzusehen sein.

Es ist zuzugeben, dass diese Resultate durch neu hinzukommende Befunde nach der oder jener Richtung hin sich verschieben können. Einige Punkte gewinnen indessen jetzt schon ohne Frage eine besondere Bedeutung, so die Thatsache, dass bei drei Exemplaren von Chimpanse die Schwankungen größer sind, als bei 42 menschlichen Individuen. Es ist ferner beachtenswerth, dass bei drei Exemplaren von *Hylobates syndactylus* derartige Übereinstimmungen vorliegen, welche wir nicht rein dem Zufall zur Last legen können. Diese Thatsachen dürfen als Belege dafür gelten, dass der zwar bei allen Primaten waltende Process der Neugestaltung in der einen Gattung sich regsamer als in der anderen verhält, dass er beinahe zur Ruhe gekommen sein kann.

b) Über die Schwankungen innerhalb eines Genus giebt die Tabelle ebenfalls Aufschluss. Bei den *Cynocephaliden* erstreckt sich die Breite der Variation über einen Wirbel und $1\frac{1}{2}$ Zwischenwirbelbänder, bei den *Cercopitheciden* über $2\frac{1}{4}$ Wirbel-

längen und über $2\frac{1}{2}$ Wirbelbandscheiben. Bei den Hylobatiden ist der Breitegrad durch die Länge von $1\frac{1}{2}$ Wirbeln und einem Zwischenbände, bei den Anthropoiden durch diejenige von $3\frac{1}{2}$ Wirbeln und drei Bandscheiben gekennzeichnet.

Bei den Hylobatiden, von denen sieben Exemplare die Unterlage für diese Resultate liefern, steigt die Genusschwankung nicht erheblich über die individuellen Variationen. Der Unterschied im Wechsel des Distalstandes der vertebralen Pleuragrenzen zwischen Genusschwankung und dem individuellen Verhalten bei *H. syndactylus* beträgt nicht mehr als eine halbe Wirbellänge. Der Unterschied beträgt bei den untersuchten Cynocephaliden nur noch den Bruchtheil der Länge eines Wirbelbandes.

Im Gegensatze zu diesen beiden Abtheilungen steigt die Differenz zwischen individueller Schwankung und derjenigen im ganzen Genus *Cercopithecus*, indem die erstere etwa über $1\frac{1}{4}$, letztere aber über $2\frac{1}{4}$ Wirbel sich ausdehnt. Bei den Anthropoiden liegt eine weitere Steigerung vor, in so fern als die individuellen Variationen (Chimpanse) durch die Länge von zwei und diejenigen der ganzen Abtheilung durch die Länge von $3\frac{1}{2}$ Metameren sich bemessen lassen.

Sollte die Annahme wohl von der Hand zu weisen sein, dass durch die geringere oder größere Differenz bei den einzelnen Formen einer ganzen Abtheilung auch eine nähere oder eine weitere Zusammengehörigkeit sich kund thut? Ich glaube, dass die besprochenen Verhältnisse ein helles Streiflicht auf die Familienbeziehungen der drei anthropomorphen Affen zu einander werfen. Alle beim Gorilla gefundenen Zustände reihen sich unmittelbar an die differentesten der individuellen Variationen beim Chimpanse an; sie greifen sogar noch in die letztere ein. Hinwiederum schließen sich die Verhältnisse beim Orang an die differentesten individuellen Befunde beim Gorilla an, ohne indessen ein Eingreifen in diese erkennen zu lassen.

Es findet dem zufolge bei den Anthropoiden eine Steigerung der Umwandlung an den Pleurasäcken in der Weise statt, dass Chimpanse das bei Weitem ursprünglichste, Orang das differenteste Entwicklungsstadium vorführt, während Gorilla sich zwischen beide stellt.

Die Befunde beim Chimpanse decken sich zum größten Theile mit denen bei den Hylobatiden und finden in ihnen einen natürlichen Anschluss. Beide unterscheiden sich jedoch in so fern, als bei den Hylobatiden die Distalenden vertebraler Pleuragrenzen um

eine halbe Wirbellänge weiter distal in die Indifferenzzone hineinragen, in so fern als die Distalenden der vertebralen Pleuragrenzen beim Chimpanse im Differenzzustande um eine ganze Wirbellänge weiter proximalwärts als bei *Hylobates* gerückt sind.

Der Thatbestand beim Gorilla deckt sich mit demjenigen von *Cercopithecus cynomolgus*. Da von einer inneren, verwandtschaftlichen Übereinstimmung nicht die Rede sein kann, so haben wir es nur mit einer Konvergenzerscheinung zu thun. Wie die Befunde bei *Cercopithecus cynomolgus* ihren natürlichen Anschluss in denen von *Cercopithecus sinicus et radiatus*, so finden die beim Gorilla bestehenden Zustände den Anschluss in denen von Chimpanse.

Mit den hoch entwickelten Einrichtungen des Orang rivalisiren diejenigen des Menschen. Dadurch, dass das distale Ende der linken vertebralen Pleuragrenze beim Menschen am distalen Rande des 11. thorakalen Wirbels gefunden worden ist, erweist sich die proximale Verschiebung der Pleurasäcke hier als die größte, welche überhaupt nachzuweisen ist. Die Proximalverschiebung übertrifft die beim Orang um die Länge einer Wirbelbandscheibe. Das normale menschliche Verhalten (vgl. TANJA pag. 194. III. 2. c und d) indessen verlegt die Ausdehnung der Pleurasäcke weiter distalwärts, als wie diese beim Orang angetroffen worden ist.

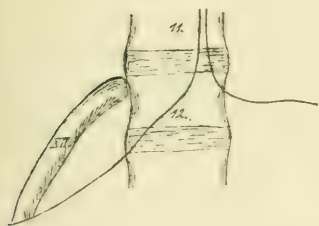
Der Verschiebungsprocess der Pleurasäcke längs der Wirbelsäule in proximaler Richtung schließt, wie es scheint, bei Orang ab.

Aus Allem geht hervor, dass der Umwandlungsprocess durchaus nicht als ein gleichmäßig fortschreitender bei den Primaten waltet; dass er vielmehr in der einen Abtheilung große Fortschritte macht, in der anderen aber nur langsam sich Geltung verschafft. Beim Überblicken aller bekannt gewordenen Daten gewahrt man, dass die Distalausdehnung der Pleurasäcke, vom indifferenten Verhalten bei *Ateles* bis zum differentesten Zustande beim Menschen, die proximale Verschiebung über vier thoraco-lumbale Wirbel mit den zugehörigen Bandscheiben, und außerdem noch über eine und eine halbe Wirbelbandscheibe vollzogen hat.

Nach meinen Erfahrungen ist es eine durchgehende Erscheinung, dass die vertebralen Pleuragrenzen bei Thieren beiderseits sich scharf gegen die costalen absetzen, indem die Grenzlinien von der Stelle aus, wo die vertebralen und mediastinalen Grenzen zusammenstoßen, transversal über Wirbelkörper zu den Rippen hinziehen. Ein gleiches Verhalten bildet auch für den Menschen die Regel. Ich beobachtete

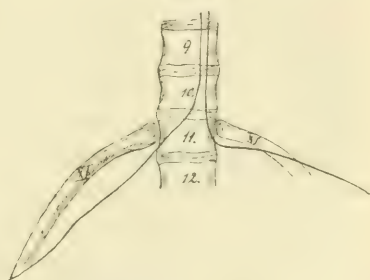
indessen wiederholentlich, dass die vertebrale Grenzlinie den Übergang in die costale allmählich vollzog. Auf diese Weise wurde es schwierig, das distale Ende der vertebralen Grenze präcis anzugeben. Die beiden Pleurablätter trennten sich bei einem 50jährigen Manne vor der Bandscheibe zwischen 11. und 12. Brustwirbel derart, dass die linke vertebrale Grenzlinie distal- und lateralwärts zur Mitte, die rechte hingegen zum distalen lateralen Rande des 12. Wirbels verlief. Ein ganz ähnlicher Zustand fand sich bei einer 41jährigen Frau; die Pleuragrenzen endigten median zwischen 11. und 12., lateral jederseits zwischen 12. und 13. thoraco-lumbalen Wirbel. Diese Divergenz der vertebralen Grenzlinien leitet eine noch weitere proximale Verschiebung der Pleurasäcke ein. Letztere erfolgt median früher als lateral. Ich möchte die vertebralen Pfeiler des Zwerchfelles für die Erscheinung an der Pleura in erster Linie verantwortlich machen; am Diaphragma mag sich die proximale Verlagerung

Fig. 1.



Distales Ende der vertebralen Pleuragrenzen
einer 26jährigen Frau. $\frac{1}{3}$.

Fig. 2.



eines 16 Monate alten Mädchens. $\frac{1}{2}$.

zuerst eingestellt haben, welche sich dem serösen Überzuge hat mittheilen müssen. Die ganze Erscheinung trägt, da sie sonst nirgends angetroffen wird, den Charakter einer progressiven Bildung. Einen noch hochgradiger entwickelten Zustand findet man auf der Fig. 2. Die vertebralen Pleurablätter verlaufen bei einem 16 Monate alten Mädchen nur bis zur Mitte des 10. Brustwirbels parallel. Hier trennen sich beide. Die linke zieht senkrecht bis zum distalen Rande des 11. Wirbels, von hier aus quer zur Rippenpleura. Die rechte Pleuragrenze indessen gelangt von der Mitte des 10. Wirbels in leichtem Bogen distal- und lateralwärts zum distalen Rande des 11. Wirbels, wo der Übergang in die costale Grenzlinie erfolgt. Die 12. Rippe liegt jederseits außerhalb des Saccus pleurae, so dass sowohl an

Rippen als auch an den Wirbeln eine proximale Verschiebung des letzteren nachweisbar ist.

Der auf der Fig. 1 dargestellte Thatbestand, bei einer 26jährigen Frau gefunden, ist höchst eigenartig durch die beiderseitige Asymmetrie der Pleuragrenzen. Rechts verlässt die Grenzlinie ihre Nachbarin am proximalen Rande des 12. Wirbels und zieht lateral- und distalwärts zur Grenze des 12. und 13. thoraco-lumbalen Wirbels. Die rechte Grenzlinie schneidet die 12. Rippe erst 7 cm von der Wirbelsäule entfernt, so dass ein großes, dreieckiges, infracostales Feld der dorsalen Thoraxwand zugehört. Die linke Pleuragrenze zieht von der Mitte des 12. Wirbels transversal über die 12. Rippe lateralwärts. Der Befund ist so zu deuten, dass das indifferente Verhalten rechterseits infracostal sich erhalten, dass ein Differenzstadium rechterseits median, linkerseits median und auch lateral sich eingestellt hat. Dadurch, dass die proximale Verschiebung rechts allein längs der Medianlinie sich vollzog, musste sie zur Schrägstellung der Pleuragrenze führen.

c) Eine Abhängigkeit der distalen Ausdehnung der vertebralen Pleuragrenzen von der jeweiligen Anzahl thoraco-lumbaler Wirbel ist bei Primaten nachweisbar, aber keine unbedingte. Sie tritt z. B. in den Kreis der Wahrnehmungen, sobald man betrachtet, wie beim Orang mit der geringsten Zahl von thoraco-lumbalen Wirbeln auch die Pleurasäcke am weitesten proximalwärts sich verschoben zeigen. Die bedingte Abhängigkeit erhellt daraus, dass die Pleurasäcke des Menschen mit 17 thoraco-lumbalen Wirbeln nicht unerheblich verschieden von denjenigen des Orang sich verhalten, dass beim Gorilla mit 18 und Chimpanse mit 17 thoraco-lumbalen Wirbeln eine größere proximale Verschiebung der Pleuragrenzen zu erfolgen pflegt als bei den verwandten Hylobatiden mit entsprechender Wirbelzahl.

Ein Beweisgrund für die Abhängigkeit der beiden Einrichtungen tritt wohl auch in der Thatsache hervor, dass das distale Ende der vertebralen Pleuragrenze bei *Cynocephalus mormon* und Gorilla jedes Mal dann weiter distal sich befindet, wenn der thoraco-lumbale Abschnitt der Wirbelsäule Segmente mehr als in den anderen Fällen in sich fasst.

Es lassen sich aus der Tabelle noch mancherlei andere Momente gegen die Abhängigkeit der Pleuragrenzen von der Wirbelzahl anführen. So lehnt sich gegen die Annahme einer solchen Correlation die Thatsache auf, dass die distalen Enden der vertebralen Pleuragrenzen

bei den verschiedensten Formen mit 18 (*Ateles*, *Cercopithecus*, *Hylobates* etc.) oder mit 17 (*Chimpanse*, *Mensch*) eine äußerst verschiedene Lage einnehmen, dass die Lungenäcke bei Formen mit 20 und 19 thoraco-lumbalen Wirbeln (*Cynocephalus mormon*) zuweilen weniger weit distalwärts sich ausdehnen als bei Affen mit nur 18 thoraco-lumbalen Wirbeln (*Ateles paniscus*, *Hylobates agilis*). Außerdem spricht gegen die Annahme gegenseitiger und unmittelbarer Abhängigkeit die Erscheinung, dass die Lungenäcke, was für *Hylobates syndactylus* zutrifft, bei individuellen Schwankungen sich nicht nothwendig weiter proximalwärts erstrecken, wenn die geringere Zahl von nur 17 thoraco-lumbalen Wirbeln sich vorfindet: dass umgekehrt die distale Ausdehnung der vertebralen Grenzen bei *Cercopithecus cynomolgus* mit dem primitiven Bestande von 19 thoraco-lumbalen Wirbeln weniger weit zu gehen vermag als bei Exemplaren mit nur 18 Wirbeln.

Trotz dieser Gegen Gründe halten wir an der Annahme einer entfernteren Correlation zwischen Wirbelzahl und vertebraler Ausdehnung der Pleurasäcke fest, da proximale Verschiebungen von Pleurasäcken und Beckengürtel längs der Wirbelsäule bei den Primaten thatsächlich zusammenfallen. Die Verschiebung der Lungenäcke gewinnt bei den Anthropoiden besondere Geltung. Was bei Primaten in großen Zügen, aber auch in engen Grenzen zu Tage tritt, ist bei den Prosimiern gleichfalls ausgesprochen. Greifen wir hier die bekannt gewordenen extremsten Zustände heraus, so reicht beim *Nycticebus tardigradus* mit 23 thoraco-lumbalen Wirbeln die vertebrale Pleuragrenze bis zum 17. thoraco-lumbalen Wirbel distalwärts, währenddessen bei *Avahis laniger* mit 20 thoraco-lumbalen Wirbeln die Pleuragrenze bis zum proximalen Rande des 14. Wirbels proximalwärts verlagert ist, so dass also drei ganze Wirbel übersprungen werden. Andere Prosimier bilden Zwischenstadien in kontinuierlicher Reihe.

Das zu befürwortende Correlationsverhältnis zwischen Wirbelzahl und Pleuragrenzen kann dem Vorhergehenden gemäß auf keinen Fall ein sehr nahes sein. Eine entferntere Wechselbeziehung zwischen beiden denken wir uns verursacht und geregelt durch den Verkürzungsprocess, welcher den Rumpf der Prosimier und Primaten beherrscht. Die Ursache dafür, dass die vertebralen Pleuragrenzen im proximalwärts Schreiten nicht immer gleichen Schritt mit der Verminderung der thoraco-lumbalen Wirbel halten, liegt, wie ich meine, in der Ausbildung einer verschiedenen Thoraxform. Der Brustkorb

wird durch die Zunahme irgend welcher Durchmesser, durch so erfolgende kompensatorische Wiederherstellung des nöthigen Binnenraumes, jedes Mal das wieder zu gewinnen haben, was ihm durch proximale Verschiebung der Pleurasäcke längs der Wirbelsäule irgend wie verlustig gegangen ist. Hat der Thorax solche kompensatorische Ausbildung durch Änderung seiner Durchmesser nicht gewonnen, so bleibt es schwer zu verstehen, wie die Distalenden der vertebralen Pleuragrenzen sich verschieben können, wenn solches auch noch so sehr durch den Verkürzungszwang am Rumpfe tendirt sein mag.

Es sind daher neben der Verminderung der thoraco-lumbalen Wirbel auch noch kompensatorische Umbildungen am Brustkorbe nothwendig, um an den vertebralen Pleuragrenzen Veränderungen entstehen zu lassen. Treten Thoraxveränderungen, welche auf eine Erweiterung der Pleurasäcke hinzielen, ein, während die Wirbelzahl eine gleiche bleibt, so werden die vertebralen Pleuragrenzen trotz des Ausbleibens einer segmentalen Rumpfverkürzung dennoch proximalwärts sich bewegen können. In gleicher Weise wird eine distale Verschiebung der Pleurasäcke bei unveränderter Wirbelzahl durch eine auf Einengung der Pleurasäcke hinzielende Thoraxveränderung erfolgen können. So lässt sich denn auch das oben erwähnte Verhalten bei *Cynocephalus mormon* und *Ateles paniscus* verstehen. Es liegen durchaus gesetzmäßige Erscheinungen vor; dieselben sind aber von complicirtester Natur und können verschiedenartigst sich äußern. Die Konstanz des Lungenvolums zur Größe des Körpers beeinflusst das räumliche Verhalten der Pleurasäcke. Dieses hinwiederum hilft die Größe des Thorax mitbestimmen. Nach der Verschiedenheit der Wandungen oder der Durchmesser des letzteren wird die Ausdehnung der Pleurasäcke geregelt. So kann, durch widerstreitende Verhältnisse bedingt, es sich ereignen, dass die Wirkung der segmentalen Verkürzung der thoraco-lumbalen Wirbelsäule an den vertebralen Pleuragrenzen innerhalb eng begrenzter Abtheilungen nicht in die Erscheinung tritt, wenn schon dieselbe im Großen unverkennbar bleibt.

Man muss demnach zugestehen, dass die vertebrale Ausdehnung der Pleurasäcke in keinem direkten und daher in keinem stets nachweisbaren Zusammenhange mit der Anzahl thoraco-lumbaler Wirbel stehen könne. Für die Wandungen der Pleurasäcke kann es sich nicht allein um die Zahl, sondern in erster Linie um die Größe der sie zusammensetzenden Bausteine handeln. Wenn bei segmentaler

Rumpfkürzung die weniger bestehen bleibenden Wirbel gleichzeitig an Volum nicht zunehmen, so können die für die Pleurasäcke bestimmten Wandungen keinen der Wirbel missen, welcher ihnen früher tributär war. Es müsste denn für die Lungen auf andere Weise Platz gewonnen sein.

Wenn es sich aber bei den Pleuragrenzen um Raum- und nicht um Segmentalverhältnisse während der Umwandlung des Rumpfes handelt, so wird die in der Primatenreihe sicher nachweisbare, allmähliche proximale Verschiebung der distalen Enden vertebraler Pleuragrenzen voraussichtlich sich paaren mit einem ständigen Wechsel der Längenverhältnisse an den zuständigen Abschnitten des Achsen-skelettes.

Solche Überlegungen fordern dazu auf, den wenig gekannten Gegenstand in Bewegung zu bringen, um ihn auch von anderer Seite wahrnehmen zu können.

Da der thoraco-lumbale Abschnitt der Wirbelsäule als gemeinsame Wandung für Brust- und Bauchhöhle zu dienen hat, diese in jenen gewissermaßen sich zu theilen haben, so mag es ja nahe liegen, anzunehmen, dass ein ungefähr gleiches Verhältnis zwischen der Länge des von Pleura und des vom Peritoneum überzogenen Theiles des Achsenskelettes im Interesse beider Körper Räume sich erhalte. Es hat sich ergeben, dass solches nicht zutrifft. Ich nahm die Maße der pleuralen Strecke der Wirbelsäule und der distal sich anschließenden peritonealen Strecke bis zum Sacrum auf, um das Längenverhältnis beider zu einander festzustellen. In den folgenden Tabellen findet man die gewonnenen Resultate, welche durch fortgesetzte Untersuchungen kontrollirt werden müssen. Unter »pleuraler« Strecke ist stets die Länge vom 1. thorakalen Wirbel bis zum distalen Ende der vertebralen Pleuragrenzen, unter »peritonealer« Strecke die Länge der sich anschließenden vertebralen Zone bis zum ersten Sacralwirbel verstanden.

Es ist bei dieser Materie nothwendig, von vorn herein das Gleichartige von dem Ungleichwerthigen möglichst zu scheiden. So seien denn zuerst die bei Hylobates und bei den Anthropoiden sich äussernden Zustände behandelt.

Anthropoide	Länge der		Verhältnis beider Strecken zu einander
	pleuralen Strecke der Wirbelsäule	peritonealen thoraco-lumbalen	
Hylobates syndactylus	11,3 cm	4,9 cm	2,3 : 1
Chimpanse (Amsterdamer Exemplar)	11,7 -	6,3 -	1,8 : 1
Gorilla juv. ♀ - -	8,3 -	5,4 -	1,5 : 1
Orang juv. ♂ - -	8,9 -	7,0 -	1,47 : 1

Diese Rangordnung, nach dem Längenverhältnisse der beiden Strecken am Rumpfe aufgestellt, stimmt vollkommen mit derjenigen überein, welche wir aus der distalen Endigungsweise der vertebralen Grenzlinien entnommen haben (pag. 155). Das Verhältnis zwischen den Längen beider Cölostrecken bleibt kein gleiches: dasselbe verschiebt sich kontinuierlich und sehr erheblich vom *Hylobates* an durch die Reihe der Anthropoiden bis zum Orang hin. Die Tabelle lehrt, dass die peritoneale Strecke der Wirbelsäule konstant auf Kosten der pleuralen zunimmt. Die letztere verliert an relativer Länge; und so handelt es sich bei ihr also nicht allein um eine allmähliche segmentale, sondern auch, im Vergleiche zur dorsalen Abdominalwand, um eine wirkliche Verkürzung.

Der Verlust, welchen die Vertebralwand der Pleurasäcke bei den Anthropoiden erlitten hat, muss aus oben angegebenen Gründen auf dem Wege kompensatorischer Umbildung des Brustkorbes ausgeglichen worden sein. Wir kennen nun auch die mächtige Volumszunahme des Thorax, welche bei den Anthropoiden zu so ganz abenteuerlichen Formen hinführt, genugsam, um, falls wir den Grad des Umwandlungsprocesses am Brustkorbe der untersuchten Individuen durch die Reihenfolge in der Tabelle ausgedrückt denken, die mitgetheilten Thatfachen von allem Befremdenden entkleidet zu sehen. Es bleibt dabei aber zu betonen, dass unsere Vorstellungen von jenem Erscheinungskomplexe auf die wenigen untersuchten Individuen sich beziehen und nicht für die Anthropoiden bis jetzt verallgemeinert werden sollen.

Die mächtige und in jener Reihenfolge sich steigernde Umgestaltung am Thorax der Anthropoiden dürfte in einem noch viel höheren Maße die proximale Verschiebung der Pleurasäcke bedingt haben, als diese durch die segmentale Verkürzung des Rumpfes verursacht wurde. Anders bliebe es unaufgeklärt, wie die proximale Verschiebung der vertebralen Pleuragrenzen eine so lebhaft hätte sein

können, trotzdem der Verlust an thoraco-lumbalen Segmenten ein verhältnismäßig geringer wäre (man vgl. die Tabelle pag. 155).

Maßverhältnisse wurden fernerhin bei einer Anzahl menschlicher Leichen von sehr verschiedenem Alter bestimmt. Sie bezeugen auch hier das Vorhandensein einer nicht gering zu erachtenden individuellen Variation. Aus der Berechtigung, die menschlichen Organisationsverhältnisse in direkteren Anschluss an jene der Anthropoiden zu bringen, leiten wir ab, dass diejenigen menschlichen Zustände die indifferenten sind, in welchen die pleurale die peritoneale Strecke der Wirbelsäule am bedeutendsten an Länge überwiegt. Nach dieser Indifferenzstellung ist die folgende Tabelle geordnet.

Mensch	Alter	Länge der pleuralen peritonealen Strecke der thoraco-lum- balen Wirbelsäule		Verhältnis beider Strecken zu einander	Distalende der vertebralen Pleuragrenze vor thoraco-lumbalen Wirbeln
Knabe	7 Monate	10,4 cm	6,5 cm	1,6 : 1	prox. 13.
Mann	46 Jahre	28,5 -	18 -	1,6 : 1	- 13.
Mädchen	7 Monate	12 -	8,5 -	1,41 : 1	Mitte 12.
Frau	49 Jahre	28 -	19,5 -	1,4 : 1	dist. 12.
-	41 -	25,3 -	18,5 -	1,3 : 1	{ rechts prox. 13. links dist. 12.
-	47 -	27,0 -	21,0 -	1,3 : 1	zwischen 12. und 13.
Mann	49 -	27,5 -	21 -	1,3 : 1	dist. 12.
-	49 -	25,0 -	19 -	1,3 : 1	zwischen 12. und 13.
-	50 -	24,5 -	19 -	1,3 : 1	Mitte 12. (vgl. pag. 161)
-	47 -	25 -	20,5 -	1,22 : 1	Mitte 12.
Frau	26 -	24 -	20 -	1,2 : 1	Mitte 12. (vgl. pag. 162)
Mädchen	11/3 -	12 -	10,3 -	1,16 : 1	dist. 11. (vgl. pag. 161)
Frau	44 -	26 -	22,5 -	1,15 : 1	Mitte 12. (vgl. pag. 161)
Mann	56 -	22 -	20,5 -	1,07 : 1	Mitte 12.

An allen Leichen war die Anzahl thorakaler und lumbaler Wirbel eine normale.

Die Schwankungsgrenzen des Längenverhältnisses beider Cölomstrecken zu einander sind durch die Formeln 1,6 : 1 und 1,07 : 1 ausgedrückt. Der Breitegrad individueller Variation ist demnach ein sehr bedeutsamer. Es kann die Länge der peritonealen Strecke vom indifferentesten bis zum fortgeschrittensten Verhalten um den 0,53. Theil der pleuralen Strecke und auf Kosten dieser zunehmen.

Der indifferenteste, im Längenverhältnisse jener Strecken sich ausdrückende Befund (1,6 : 1) liegt zwischen demjenigen beim Chimpanse (1,8 : 1) und beim Gorilla (1,5 : 1), schließt sich aber mehr dem letzteren an.

Das differenteste Verhältniss zwischen beiden Wirbelsäulestrecken (1,07:1) hat dasjenige beim Orang (1,47:1) und somit das aller Anthropoiden weit hinter sich gelassen. Hier hat die Länge des peritonealen Theiles der Wirbelsäule der pleuralen Länge sich um 0,4 Bruchtheile mehr genähert als dies beim specialisirtesten Anthropoiden (Orang) der Fall ist. Die beim Menschen stattfindende Progression ist eine sehr erhebliche, während andererseits die Anklänge an einen weit zurückliegenden Indifferenzzustand anzutreffen sind. Die großen individuellen Schwankungen im Längenverhältnisse beider Cölostrecken müssen mit individuellen Verschiedenheiten am menschlichen Brustkorbe sich decken. Da keine Untersuchungen über den Thorax angestellt sind, so ist unsere Annahme nur durch den Hinweis auf die Thatsache zu stützen, dass die Formen des menschlichen Brustkorbes sehr variabel sind. Aus der Tabelle wird man auch ablesen, dass die individuellen Verschiedenheiten weder auf das Alter noch auf das Geschlecht sich zurückführen lassen.

Der Mittelwerth zwischen beiden extremen Längenverhältnissen ist 1,37:1. Nach der Indifferenzzone zu liegen vier, nach der Progressivzone liegen zehn Fälle. Letztere bilden also die Mehrheit und übertreffen den Grad der Differenzirung, welchen die Anthropoiden vergegenwärtigen.

Niedrigstehende Affen bieten Verhältnisse, welche für sich beurtheilt werden wollen. Es wäre nicht korrekt, wenn man sie in die besprochene Reihe aufnehmen würde. Dies beweisen die wenigen folgenden Befunde:

	Länge der pleuralen periton. Strecke		Verhältnis beider zu einander	Distalende der vertebralen Pleuragrenze vor thoraco-lumbalen Wirbeln	Zahl thoraco- lumb. Wirbel
<i>Cercopithecus sinicus</i> ♀	8,7 cm	8,5 cm	1,02:1	Mitte 13.	19
<i>Cercopithecus cynomolgus</i> ♀	9,5 -	10,3 -	0,92:1	distal 13.	19
<i>Cercopithecus cynomolgus</i> ♂	11 -	12,0 -	0,91:1	Mitte 13.	19

Nach dem Längenverhältnisse der Cölostrecken schließen diese Formen sich den differentesten beim Menschen an. Darüber, dass dieser Anschluss aus inneren Ursachen nicht zu Stande gekommen,

sondern nur eine Konvergenzerscheinung ist, werden die Meinungen nicht aus einander gehen können.

Die Erscheinungen werden aus der Thoraxform der Cercopitheiden sich ableiten lassen.

Die Prosimier, bei welchen ich für jede Species die völlige Eigenartigkeit der Thoraxform besprochen habe, liefern das Beweismaterial für die Annahme, dass das Längenverhältnis der Cölomstrecken vom Thorax abhängig ist. Aus der folgenden Tabelle erkennt man das Atypische, was in gleicher Weise beim Brustkorbe aufgefallen ist (l. c).

Prosimiae	Länge der		Verhältnis beider zu einander
	pleuralen Strecke der Wirbelsäule	peritonealen thoraco-lumb. Wirbelsäule	
<i>Chiromys madagascariensis</i>	14,3 cm	5,7 cm	2,8 : 1
<i>Tarsius spectrum</i>	3,7 -	2,0 -	1,85 : 1
<i>Peridicticus Potto</i>	3,4 -	1,9 -	1,8 : 1
<i>Avahis laniger</i>	3,4 -	2,2 -	1,5 : 1
<i>Nycticebus tardigradus</i>	9,4 -	5,9 -	1,6 : 1
-	8,6 -	6,4 -	1,34 : 1
<i>Galago crassicaudatus</i>	4,4 -	3,2 -	1,4 : 1
<i>Lemur nigrifrons</i>	9,6 -	8,6 -	1,1 : 1

Die Prosimier durchlaufen ohne direkten genetischen Zusammenhang etwa dieselbe Skala wie Anthropoiden und Mensch gemeinsam.

Die neu beigebrachten Thatsachen mögen zeigen, dass die angeregten Fragen nur dann eine befriedigende Lösung finden können, wenn die im Causalnexus mit anderen stehende Zustände nicht aus diesem Zusammenhange gerissen werden.

d) Asymmetrie der distalen Ausdehnung der Lungsäcke.

Die Distalgrenze der Pleurasäcke längs der Wirbelsäule ist an beiden Seiten häufig eine verschiedene. Bei niederen Affen ist dies nach meinen Erfahrungen sehr oft der Fall. Beim Gorilla und Orang. eben so wie bei *Cercopithecus cynomolgus* konnte Gleiches nicht wahrgenommen werden. Beim Menschen fand T. TANJA an 42 Objekten 14mal einen ungleichen Stand der vertebralen Pleuragrenzen beider Körperhälften.

In der Regel erhält sich auf der rechten Hälfte ein primitiverer Zustand, indessen die Pleurasäcke linksseitig weiter proximalwärts

rücken. TANJA sah 12mal die rechtsseitige und nur 2mal die linksseitige Grenzlinie tiefer stehend. Die in den Lehrbüchern sich findenden gegentheiligen Angaben werden daher wohl zu korrigiren sein (vgl. GEGENBAUR's Lehrbuch der Anatomie des Menschen. 1890. Bd. II. pag. 111).

Selten schlägt das normale Verhalten bei den Affen derartig um, dass links das Primitive sich erhält, rechts das Fortgeschrittene vorliegt (*Ateles paniscus*).

Es ist nicht gelungen, die jeweiligen Ursachen für die Asymmetrien der vertebralen Pleuragrenzen ausfindig zu machen.

Das größte Maß der beiderseitigen Schwankungen ist bei *Hylabates agilis* erreicht. Es bemisst sich auf die Länge von einem Wirbel und von einem Wirbelbände.

Ich neige zur Annahme hin, dass die bilaterale Asymmetrie distaler Ausdehnung der vertebralen Pleuragrenzen das häufigere und für die Primaten das ursprünglichere Vorkommen ist. In dem Sinne dürften die zwei Befunde beim Chimpanse, bei denen eine Asymmetrie vorlag, als etwas Indifferentes zu betrachten sein, während die beim Gorilla und beim Orang vorgefundenen symmetrischen Zustände sich enger an das menschliche normale Verhalten anschließen, welches letztere nach TANJA nur in 29% als asymmetrisch sich verrieth.

Einen wie hohen Grad der Asymmetrie die menschlichen Pleuragrenzen zu erfahren vermögen, lehren die auf pag. 161 abgebildeten und auch im Texte verwertheten Befunde.

B. Sterno-costale Pleuragrenzen.

In dem Aufsätze T. TANJA's sind allgemeine Gesichtspunkte über die Umwandlungen der Pleuragrenzen angegeben, »welche sich bei den Primaten in einem ganz bestimmten phylogenetischen Zusammenhange vollziehen«. In einer Summe guter Beobachtungen finden die gewonnenen allgemeinen Betrachtungen ihre Stütze. Das Verhalten der sterno-costalen Pleuragrenzen ist durch den jungen Forscher für alle Primaten bekannt geworden: dasjenige bei den Anthropoiden entlockte durch die gewaltigen Abweichungen vom ursprünglichen Primatentypus besonderes Interesse. Die menschlichen Zustände wurden von Neuem durchforscht. Für alle Formen sind uns TANJA's Mittheilungen eine feste Basis. Da aber der neue Gegenstand, die schwere Herbeischaffung des Materials keine er-

schöpfende Darstellung für manche Abtheilungen seiner Zeit ermöglichte, die angeregten Fragen aber das Interesse wachhielten, so wurde der Gegenstand weiter verfolgt. Viel Neues kann heute hinzugefügt, manche Erscheinungen können in einen gemeinsamen Rahmen gebracht werden.

Es werden immerhin noch viele Exemplare von Anthropoiden zergliedert werden müssen, bevor wir das Thema werden als abgeschlossen beschauen dürfen; denn die geringfügigen Beobachtungen weisen bereits auf große individuelle Schwankungen hin.

Das auf niedrig stehende Affen allgemein passende Verhalten der *sterno-costalen* Pleuragrenzen ist derartig, dass ein *sternaler* Theil von einem *costalen* Abschnitte scharf getrennt ist. Beide Abschnitte treffen in der Regel hinter dem Schwertfortsatze oder in dessen Nähe in scharfem Winkel auf einander. Die *sternalen* Grenzen beider Körperhälften halten im ursprünglichsten Verhalten die *sternale Medianlinie* inne; sie gestatten dem Herzen eine direkte Anlagerung an die Thoraxwand deshalb nicht, weil die einander benachbarten *sternalen* Pleurablätter als seröse Duplicatur, welche wir ein *Ligam. pericardiacosternale* heißen wollen, zum Pericard sich begeben. Vielfach treten von jenem primitiven Zustande Abweichungen auf, welche dann die einander benachbarten *sternalen* Pleuragrenzen nach der einen Seite verschoben zeigen, was bei *Cynocephalus mormon* (vgl. TANJA Fig. 7 a) nach rechts, bei *Cercopithecus cynomolgus* (vgl. TANJA Fig. 12 a) nach links erfolgte. Dass hier individuelle Schwankungen vorliegen, zeigen die Befunde an anderen Exemplaren (vgl. TANJA Fig. 11 a, 13 a). In anderer Weise stellen sich individuelle Variationen durch Auseinanderweichen der beiderseitigen *sternalen* Grenzlinien ein, wobei die rechte oder linke Pleuragrenze lateralwärts verschoben, hinter die knorpeligen Rippentheile zu lagern kommen können. Das kann beide Grenzlinien betreffen (vgl. TANJA Fig. 6 a, 10 a, 14 a), was bei *Ateles*, *Cercopithecus sinicus*, *Cynocephalus sphinx* beobachtet ist. Es kann aber allein auf die eine Grenzlinie sich beziehen, was uns TANJA z. B. für *Cercopithecus radiatus* mittheilt (vgl. TANJA Fig. 9 a). Durch diese lateralen Verschiebungen wandelt sich die *sternale* Pleuragrenze in eine *costale* um. Was TANJA für die niederen Affen beschrieb, wurde durch mich in gleicher Weise für die *Hylobatiden* festgestellt, so dass an einer allgemeinen gesetzmäßigen Einrichtung nicht zu zweifeln ist.

Bei den Anthropoiden und beim Menschen selbst stellt das

geschilderte primitive Verhalten der sternalen Pleuragrenzen sich wieder ein. Es ist indessen die Tendenz bei Beiden viel stärker ausgesprochen, dass die Grenzlinie der einen Seite oder beide Pleuragrenzen zugleich lateralwärts hinter die Rippenknorpel sich verschieben. Was die menschlichen Verhältnisse anlangt, so halte ich die Darstellungen TANJA's vorläufig als abschließend; für die Anthropoiden gilt ein Gleiches nicht.

Ein anderes Merkmal für eine anzusprechende Ursprünglichkeit sternaler Pleuragrenzen ist deren möglichst große distale (caudale) Ausdehnung.

Je weiter proximal die sternalen Grenzen endigen, desto differenter ist der Thorax geformt. In der Regel ist eine Verminderung sternaler Rippen mit jener Verschiebung gepaart. Je stärker proximalwärts die sternalen Pleuragrenzen sich verlagern, um so intensiver ist bei ihnen die Neigung, eine laterale, costale Lage einzunehmen. Beide Merkmale, proximale Verschiebung sowie der Tausch einer primitiven sternalen mit der costalen Lagerung zeichnen die Anthropoiden und den Menschen aus.

Gleichzeitig mit der lateralen Verschiebung beider sternaler Grenzlinien hinter die Knorpeltheile sternaler Rippen wird dem Herzen Gelegenheit geboten, an der frei gewordenen »interpleuralen« Strecke Berührung mit der Thoraxwand zu finden, den sogenannten Situs profundus cordis in einen Situs superficialis übergehen zu lassen.

Der eigentlich costale Abschnitt der Grenzlinie beginnt im primitiven Zustande da, wo der sternale Theil das Brustbein distalwärts verlässt. Die costale Grenzlinie bestreicht dann jederseits innere Flächen der Rippen und Intercostalräume und senkt sich schließlich dorsalwärts in die vertebralen Grenzen ein. Auch für sie konnte ein indifferentes Verhalten erkannt werden. Um so ursprünglicher ist nämlich die costale Pleuragrenze, je weiter caudalwärts sie getroffen wird. In denjenigen Fällen, in welchen die sternalen Grenzlinien lateralwärts bis hinter die Rippen verschoben sind, kann der Übergang des sternalen Theiles in den costalen Abschnitt der sterno-costalen Pleuragrenzen so allmählich sich einstellen, dass man beide getrennt nicht mehr unterscheiden kann. Bei der Besprechung dieses Gegenstandes wollen wir aber auch in den differentesten Zuständen eine Scheidung beider Grenzlinien gelten lassen.

Das ursprünglichere Verhalten bei tief stehenden Affen soll an einigen Beispielen erläutert werden; es mag dem Verständnisse für die fortentwickelten Zustände der Anthropoiden vorbauen. Ich wähle

hierfür diejenigen Formen, bei welchen ich auch Beobachtungen über die Lagerung des Herzens angestellt habe.

1) Sternale Pleuragrenzen.

a. *Cynocephalus mormon*.

Das durch TANJA untersuchte Exemplar besaß 20 thoraco-lumbale Wirbel; es lieferte unter den Katarrhinen den ursprünglichsten Befund. Ich untersuchte ein junges Männchen, das im Besitze von nur 19 thoraco-lumbalen Wirbeln sich befand und nicht die tiefe Stellung in allen Punkten mit dem Exemplare TANJA's theilte. Letzteres besaß neun, dieses nur acht sternale Rippen, so dass die Zahl von Wirbeln und sternalen Rippen je um ein Segment vermindert war.

In nebenstehender Figur findet man die beiderseitigen sternalen Pleuragrenzen vom proximalen Rande des Brustbeines an bis zur Basis des Proc. ensiformis in unmittelbarster Nachbarschaft. Das ist ein durchaus indifferentes Verhalten. TANJA's Exemplar zeigt in abgeänderter Weise jene Berührung beider Grenzlinien erst von der 4. Rippe an, um sie dann allerdings bis zum Processus ensiformis fortzuerhalten. Proximal von der 4. Rippe weichen beide Linien bedeutend aus einander und schneiden, stärker und stärker divergirend, die Knorpel des 1. Rippenpaares (vgl. TANJA pag. 159 Fig. 7 a).

Nebenstehende Abbildung zeigt uns die sternalen Grenzen von der Höhe des 5. bis zu derjenigen des 8. Rippenpaares hinter dem Sternum und nahezu mit der Medianlinie zusammenfallend. Diese primitive Lage ist zwischen 5. und 2. Rippenpaare mit einer Verschiebung nach der linken Seite vertauscht: hier werden die Rippenknorpel von den Grenzlinien bestrichen. In der Höhe des Manubrium ist die primitive sternale Lage wieder erhalten geblieben, jedoch mit einer eingetretenen leichten linksseitigen Verschiebung.

An TANJA's Exemplar ist die mediane, ja die sternale Lage

Fig. 3.



Cynocephalus mormon, $\frac{1}{3}$. Jungdliches ♂.

vollkommen verloren gegangen. Die Pleuragrenzen werden hinter den Knorpelstücken der rechten sternalen Rippen angetroffen.

Die distale, abdominale Ausdehnung wies TANJA bis über die 9. sternale Rippe hinaus und bis auf den Processus ensiformis nach. In letzterer Eigenschaft erhielt sich der Zustand, in welchem das 10. Rippenpaar einst noch sternaler Natur gewesen war, und die sternalen Grenzlinien dem entsprechend diese weite Ausdehnung in Übereinstimmung mit der Vielzahl der sternalen Rippen besaßen.

Fig. 3 lässt erkennen, dass mit der Rückbildung der 9. Sternalrippe auch die Pleuragrenzen einen proximalen Rückzug angetreten haben und nicht allein dem Schwertfortsatze untreu geworden sind, sondern sogar den Körper des Sternum, entfernt von der Verbindung mit letzterem, verlassen haben.

Diese Befunde lehren, dass die Zeichen des Primitiven und des Abgeänderten innerhalb bedeutsamer individueller Schwankungen bei den niederen Affen sehr verschieden sich vertheilen können.

b) *Inuus nemestrinus*.

Über *Inuus* fehlen Angaben. So müssen die Untersuchungen an zwei Exemplaren mit je 19 thoraco-lumbalen Wirbeln die Unterlage für das Folgende geben. Es handelt sich um Männchen verschiedenen Alters. Die Fig. 4 und 5 zeigen eine gleiche Anzahl sternaler Rippen, jedoch eine Ungleichheit der Pleuragrenzen an.

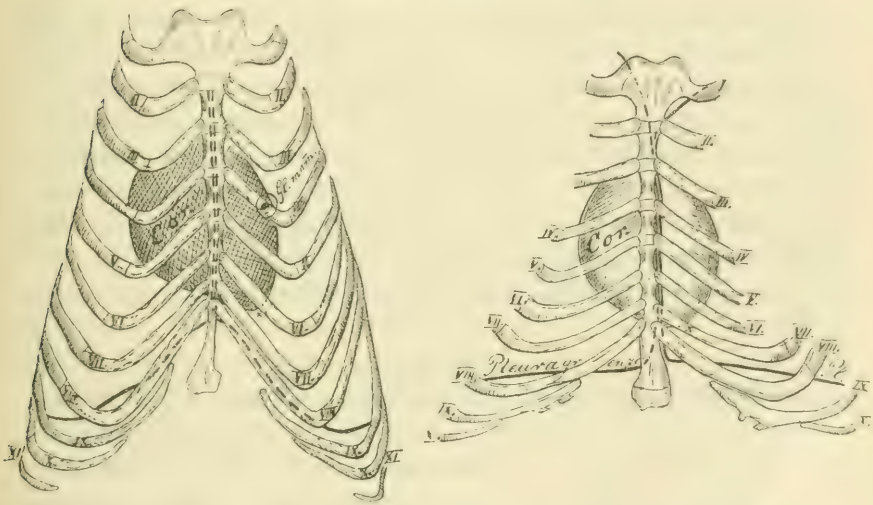
Bei beiden Exemplaren ist die primitive, unmittelbare Berührung der sternalen Pleuragrenzen von der Höhe des 2. Rippenpaares bis zum Schwertfortsatze bewahrt geblieben. In der Höhe des Manubrium jedoch entfernen sich die Grenzlinien proximalwärts mehr und mehr. Sie umschließen hier ein dreieckiges, von der Serosa unbekleidetes Feld. Während die rechte Grenzlinie dem Sternum bis zum proximalen Rande angehört, verlässt die linke das Manubrium in der Höhe der 2. linken Rippe, um die 1. Rippe entfernt vom Sternum zu schneiden (Fig. 5). Hier liegt das Anfangsstadium eines bei *Cynocephalus mormon* weiter fortgesetzten, durch TANJA beschriebenen Verhaltens vor.

Auf der Fig. 4 erhielt sich in fast schematischer Weise die median-sternale Lage der Pleuragrenzen längs deren ganzer Ausdehnung, wodurch dieser Zustand zu einem noch primitiveren als bei *Cynocephalus mormon* (Fig. 3) gestempelt wird. Am anderen

Exemplare ist fast in ganzer Ausdehnung eine Abweichung aus der Medianlinie nach der linken Seite wahrzunehmen. Die Pleuragrenzen schneiden die Knorpel des 3.—8. Rippenpaares (Fig. 5) und verhalten sich differenter als diejenigen bei *Cynocephalus mormon* auf der Fig. 3, jedoch primitiver als die beim *Cynocephalus mormon*, welchen TANJA zergliedert hat.

Die distale Ausdehnung der Grenzlinien stimmt bei beiden Exemplaren durch den Übergreif auf den Processus ensiformis überein, so dass in ursprünglicherer Art als auf Fig. 3 das 8. sternale Rippenpaar distalwärts überschritten wird. Auf der Fig. 5 reichen erstens

Fig. 4 und 5.



Inuus nemestrinus. 2/3.

die Grenzlinien weiter distal als auf Fig. 4, besteht zweitens eine Verschiedenheit zwischen rechts und links, welche auf Fig. 4 nicht zu erkennen ist. Die rechte Grenzlinie der Fig. 5 verlässt den Schwertfortsatz in der Mitte dessen Länge. Beide Grenzlinien bestreichen beim anderen Exemplare (Fig. 4) nur eine ganz kleine Strecke des Sternalfortsatzes. Denkt man sich die proximale Verschiebung weiter fortgesetzt, so erhält man einen Zustand, wie wir ihn von *Cynocephalus mormon* der Fig. 3 beschrieben haben.

Die Beziehung der Pleura zum Schwertfortsatze muss auch hier als der Rest eines Entwicklungsstadiums aufgefasst werden, in welchem eine größere Zahl sternaler Rippen einstmals die Ventralwand des Thorax verlängert hat.

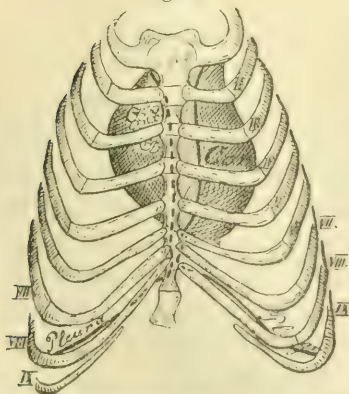
Die bisher bekannt gewordenen, individuellen Schwankungen bei *Inuus* und *Cynocephalus* konvergieren nach der einen, divergieren nach einer anderen Hinsicht. Eine Konvergenz besteht in der Art der distalen Ausdehnung; eine Divergenz in der Art der Deviation der Pleuragrenzen nach der rechten und linken Körperseite. Wenn schon die verschiedenen Zustände vor der Hand genau fixiert werden müssen, so soll damit doch auch hier nicht übersehen sein, dass bei reicheren Erfahrungen eine breitere Anschauung über die individuellen Variationen sich einstellen könne.

c) *Cercopithecus cynomolgus*.

TANJA untersuchte drei Individuen, welche alle im Besitze von 18 thoraco-lumbalen Wirbeln und 12 Rippenpaaren sich befanden. Zwei besaßen sieben sternale Rippenpaare, indessen bei dem dritten Individuum das 5. Paar noch erhalten war. In vielen Punkten bewahrten sich die drei Exemplare Ursprüngliches (man vgl. TANJA pag. 161—163 und die Fig. 11, 12, 13). Ich füge den Sachverhalt bei einem neuen Exemplare mit 8 sternalen Rippen hinzu, wodurch die Kenntnis vom individuellen Schwankungsvermögen sich auch hier erweitert. Die Fig. 6 veranschaulicht das Verhalten der Pleuragrenzen des vierten Exemplars.

Die unmittelbare Aneinanderlagerung beider Grenzlinien ist auf großen Strecken bei allen drei Exemplaren TANJA's erhalten: auf der Fig. 13 (O. c.) erkennt man dies ursprüngliche Verhalten in der Höhe des 2., auf Fig. 11 und 12 in der Höhe des 3. Rippenpaares wieder. Proximal von diesen Stellen weichen die Grenzlinien lateralwärts auseinander, um, das Sternum verlassend, den Knorpel des 1. Rippenpaares zu schneiden. So hat sich das differenziertere Verhalten allenthalben eingestellt, welches bei *Cynocephalus mormon* in Andeutungen anzutreffen gewesen ist. Auch auf nebenstehender Fig. 6 ist das sekundäre Auseinanderweichen erkennbar; es erstreckt sich nicht allein auf proximale Regionen des Sternum. Die Grenzlinien finden

Fig. 6.



Cercopithecus cynom. 2/3. Auf der rechten Seite lagert dem Herzen die große Gland. thymus auf.

vielmehr in ganzer Ausdehnung keine direkte Berührung. Erst in der Nähe des Processus ensiformis trifft man eine primitive Annäherung an. Die linke Pleuragrenze bestreicht die linken sieben ersten, knorpeligen sternalen Rippen und die entsprechenden Inter-costalräume; sie entfernt sich in der Höhe der 4. Rippe bis auf 4 mm vom linken Sternalrande. Dieser Zustand zerstört die etwa aus den TANJA'schen Beobachtungen ableitbare Meinung eines geringeren Variationsgrades bei *Cercopithecus cynomolgus*; denn derselbe ist differenter als sehr viele andere hochgradige individuelle Variationen. Die Glandula thymus kann als die Ursache des lateralen Ausweichens der Pleuragrenzen nicht beschaut werden, da TANJA z. B. bei einem Exemplare von *Cercopithecus cynomolgus* mit ganz primitiven Sternalgrenzen der Pleurablätter eine sehr stark entwickelte Thymus angetroffen hat (O. c. pag. 174).

Die sternal-mediane Lage der beiderseitigen Grenzlinien hat sich bei zwei Exemplaren (TANJA's Fig. 11 und 13) erhalten; sie kennzeichnet auch das indifferente Verharrungsvermögen an der rechten Grenzlinie vorstehender Figur. — Die einander sich berührenden Pleuragrenzen haben auf der Fig. 12 der TANJA'schen Arbeit die Medianlinie, ja das Sternum verlassen und liegen linksseitig hinter den Knorpeln der 3.—7. Rippe. Der einseitigen Verlagerung nach links, von der linken Grenzlinie eingegangen, wie sie die Fig. 6 zeigt, ist oben bereits Erwähnung gethan worden.

Die distale Ausdehnung der sternalen Pleuragrenzen unterliegt ebenfalls großen Schwankungen. Dieselben sind besonders lehrreich, in so fern sie mit dem verschiedenen Auftreten von acht oder von sieben sternalen Rippenpaaren koineidiren.

Beinahe bis zur Mitte des Schwertfortsatzes dehnen sich die Grenzlinien an einem Exemplare mit acht Sternalrippen bei TANJA aus (O. c. Fig. 11). Der Basaltheil des Processus ensiformis wird, rechts etwas weiter distalwärts als links, auf der Fig. 6 gestreift. Auch hier bestehen acht Sternalrippen. Bei den Exemplaren mit nur sieben sternalen Rippen fand TANJA eine nicht unbedeutende Verschiebung der Grenzlinien. Im differentesten Ausbildungsgrade (vgl. TANJA Fig. 13) reichten die Grenzlinien längs des Sternum nur bis zum proximalen Rande des 7. Rippenpaares, so dass im Ganzen eine Verschiebung um die halbe Länge des Processus ensiformis, um die Länge der Spangenbreite zweier Rippen und des dazu gehörigen Spatium inter-costale bei *Cercopithecus cynomolgus* nachgewiesen wurde.

Dass die Verkürzung der ventralen Thoraxwandung um sternale

Rippen eine proximale Verlagerung der sternalen Abschnitte der Pleurahöhlen bei den Primaten im Gefolge führt, wird dem Vor-erwähnten gemäß, abgesehen von überall nachweisbaren Schwankungen, auch durch den Thatbestand innerhalb dieses Genus bezeugt.

Die Kenntnisnahme von den vielfachen individuellen Variationen indessen warnt uns vor der Annahme, dass ein Zusammentreffen von Indifferenz an der Brustwand und an den Pleurasäcken allenthalben nothwendig bestehen müsse. Die mannigfaltigen, auf jene Organisationsverhältnisse einwirkenden Faktoren sind es, welche jene Gesetzmäßigkeit, wenn auch nicht aufheben, so doch als hinzutretende Komplikationen zu verwischen trachten.

d) *Hylobates syndactylus*.

Im Aufsätze über den Rumpf der Hylobatiden sind die Befunde über die sternalen Pleuragrenzen von einem jugendlichen weiblichen und einem erwachsenen männlichen Exemplare beschrieben (O. c. pag. 415—417) und abgebildet (Fig. 1 und 3). Die dort erkennbar gewesenen Variationen mehren sich durch den hier neu hinzukommenden Befund an dem jungen, in Amsterdam verstorbenen Weibchen. Dass bei den gesammten individuellen Verschiedenheiten weder geschlechtliche noch Altersunterschiede einen Ausschlag geben, geht daraus hervor, dass der neue Befund (♀ juv.) enger an den des erwachsenen männlichen als an den Zustand des jungen weiblichen Exemplares sich anschließt.

In primitiver Weise berühren die beiderseitigen Grenzlinien einander in ganzer Ausdehnung an dem jungen, auf Fig. 7 abgebildeten Individuum. Es fallen die Grenzlinien sogar noch fast genau in die sternale Medianlinie, ähnlich wie bei *Inuus* auf der Fig. 4. Erst gegen den Hals zu weichen die Grenzlinien ein wenig aus einander. — Beim erwachsenen Männchen (cf. O. c. Fig. 1) findet sich die gegenseitige Berührung auf die distale Hälfte des Sternum beschränkt. Kopfwärts weichen die Grenzlinien allmählich aus einander; doch nur so weit, dass sie beiderseitig selbst dem proximalen Rande des Sternum sich noch anschniegen. Die linke Grenzlinie hat dabei die Medianlinie weniger verlassen als die rechte.

Der Process des Auseinanderrückens ist bei dem jungen weiblichen Exemplare (O. c. Fig. 3) erheblich fortgeschritten. Die gegenseitige Berührung bleibt hinter dem Processus ensiformis angedeutet. Hinter dem Sternum, der Medianlinie genähert, erstreckt sich die

Durch den in den Kreis individueller Schwankungen fallenden Rückzug der Pleuragrenzen bis zur 7. Rippe ist eine Konvergenzerscheinung für *Cercopithecus cynomolgus* und *Hylobates syndactylus* angedeutet.

Innerhalb des Genus »*Hylobates*« sind die Schwankungen im Verhalten der sternalen, pleuralen Grenzlinien viel hochgradiger, als wie wir sie bei *Syndactylus* antreffen. Eine indifferentere Beschaffenheit zeigen *Hylobates lar* und beide Arten von *Hylobates agilis*. Eine weiter entwickelte Form treffen wir bei *Hylobates leuciscus* an (cf. O. c. pag. 418). Der neue Befund bei *Hylobates syndactylus* erweitert nur die Vorstellung individuellen Variationsvermögens und erscheint als ein Zwischenstadium zwischen den früher mitgetheilten Zuständen bei *Hylobates syndactylus* und *Hylobates agilis* (helle Var.) (O. c. Fig. 5), bei welchen kaum eine bemerkenswerthe Verschiedenheit aufgefunden worden ist.

e) Anthropomorphe Affen.

α. *Troglodytes niger*.

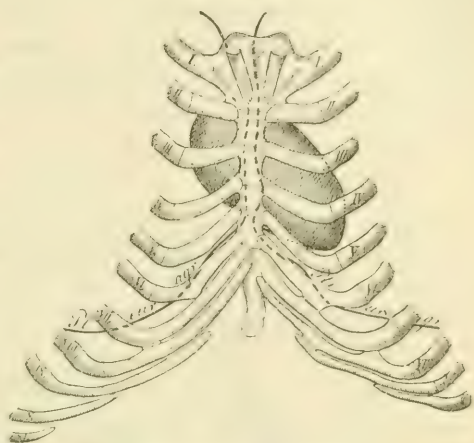
Wir verfügen über den Sachverhalt bei drei Thieren. TANJA (pag. 165, 166 Fig. 16) verwerthete das Verhalten bei einem Exemplare: dasjenige bei zwei anderen Individuen lehrt uns die auch hier wieder auftretenden Variationen kennen.

Bei allen drei Thieren bestehen 13 Rippen, von denen an dem TANJA'schen Exemplare, sowie linkerseits an demjenigen der Fig. 9 sieben Rippen sternaler Natur sind. Auf Fig. 8 hingegen erkennt man beiderseits, auf Fig. 9 rechterseits den primitiven Bestand von acht sternalen Rippen. Von der verschiedenen Anzahl sternaler Rippen ist das Verhalten der sternalen Pleuragrenzen in keiner direkten Abhängigkeit.

Die beiderseitigen sternalen Pleuragrenzen liegen, wie TANJA beschreibt, bei einander und nehmen sogar die Medianlinie des Körpers ein. Diesem indifferenten Befunde reiht sich unmittelbar das auf Fig. 8 dargestellte Verhalten an. Hier ziehen die beiderseitigen Sternalgrenzen hinter dem Sternum wohl noch einander parallel; sie haben indessen ihre unmittelbare Berührung eingebüßt und verlaufen, bis auf 4 und 5 mm von einander entfernt, in der Nähe der lateralen Sternalränder in leicht geschwungenen Linien vom proximalen Rande des Sternum distalwärts. Die linke Sternal-

grenze hat proximal am meisten die primitive mediane Lagerung bewahrt: sie schneidet die Incisura jugularis median. Die rechte sternale Pleuragrenze hingegen ist proximal weiter lateralwärts verschoben und wird hinter der Incisura clavicularis sterni angetroffen. Am proximalen Sternalrande sind die Pleuragrenzen bis auf 12 mm von einander getrennt. Im distalen Verlaufe entfernen sich beide Grenzlinien ungefähr gleich weit von der Medianlinie. Die linksseitige biegt indessen in der Höhe der 4. linken Rippe lateralwärts so weit aus, dass sie den Knorpel dieser Rippe schneidet.

Fig. 8.



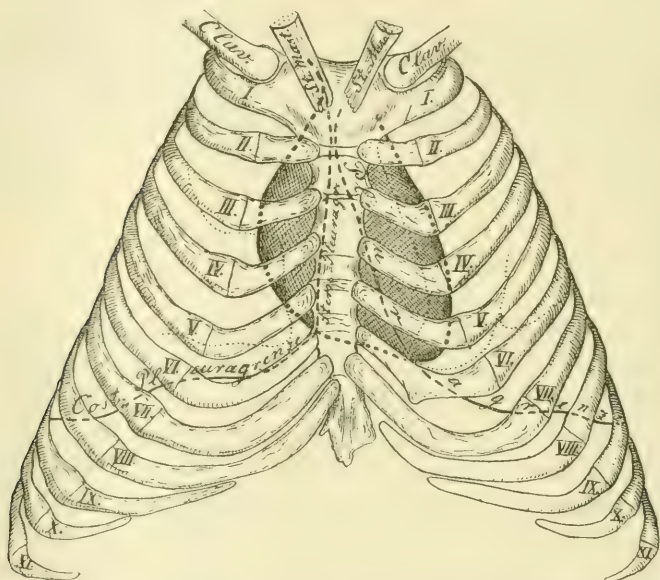
Troglodytes niger. ♀. Heidelberg. 1/3.

Die Aneinanderlagerung der Grenzlinien ist beim männlichen Exemplar der Fig. 9 allein am Manubrium sterni bewahrt geblieben. Sie findet sich hinter der distalen Hälfte des letzteren. Proximalwärts tritt eine Divergenz ein, so dass die Grenzlinien jederseits die Incisura clavicul. sterni schneiden. Distalwärts vom Manubrium divergieren die Pleuragrenzen gleichfalls, wodurch sie das primitive Verhalten vollkommen aufgeben. Die rechtsseitige Grenzlinie verlässt die mediane Lage und wird hinter dem Sternum unweit dessen rechten Randtheiles angetroffen. Die linksseitige Grenzlinie verlässt an der Grenze von Manubrium und Corpus sterni die Medianlinie, zieht schräg distal- und lateralwärts, verlässt das Sternum in der Höhe der linken 4. Rippe, schneidet den distalen Knorpelrand der 5. Rippe 1 cm vom Sternalrande, den proximalen Rand des 6. Rippenknorpels 1,5 cm, den distalen Rand des 6. Rippenknorpels 2,7 cm vom linken Sternalrande entfernt. In großer Ausdehnung von der 4. Rippe an gibt die linke Grenzlinie ihre sternale Lage auf. Sie geht von der 6. Rippe an in die laterale, costale Pleuragrenze über. In der Höhe des 6. Rippenpaares entfernen sich beide Pleuragrenzen 2,5 cm von einander.

Vergleicht man den Grad des eingetretenen, individuellen Auseinanderweichens beim Chimpanse mit dem bei Hylobates

syndactylus, so erkennt man, dass derselbe hier bedeutender ist als bei *Hylobates*, dass das Auseinanderrücken hier an anderer Stelle erfolgt ist als dort. Beim Chimpanse liegt er distal, bei *Hylobates* proximal. Bei ersterem geht die eine Grenzlinie (Fig. 9) unmerklich in die costale über: bei *Hylobates* syndactylus hingegen bleibt durch die nahe distale Berührung der sternalen Linien eine schärfere Scheidung von sternaler und costaler Pleuragrenze bestehen. Durch letztere Eigenschaft schließt sich die auf Fig. 9 ausgesprochene individuelle Variation so unmittelbar an die bei den

Fig. 9.



Troglodytes niger. ♂. 1/2. Die fein punktirten Linien bedeuten die Ränder der Lungen, wie dieselben nach der Eröffnung der Pleurahöhlen sich zu erkennen gegeben haben.

anderen Anthropoiden bestehenden Einrichtungen an, dass ich ihr eine größere Bedeutung zusprechen möchte.

Der TANJA'sche Fall, sowie derjenige der Fig. 8 bringen hingegen den Beweis dafür, dass Chimpanse durch die Berührung der sternalen Pleuragrenzen innigst an niedere Formen sich noch anzuschließen vermag.

Die distale Ausdehnung der Grenzlinien ist trotz der verschiedenen Zahl sternaler Rippen bei allen drei Exemplaren eine ziemlich gleiche. Am indifferentesten ist das Verhalten rechts auf Fig. 9 und links auf Fig. 8. Die sternalen Pleuragrenzen dehnen sich hier bis

zur Höhe der 6. Rippe aus, deren Knorpel sie betreten. Rechts auf Fig. 8 verlässt die Grenzlinie das Brustbein bereits im 5. Intercostalraume. Ein gleicher Zustand ist beim TANJA'schen Exemplare beiderseits ausgesprochen. Die linke Grenzlinie der Fig. 9 erstreckt sich, wenn man die laterale Verschiebung mit in Rechnung bringt, distalwärts etwa auch bis zur 6. Rippe herab.

Im Vergleiche zu den anderen, bisher vorgeführten Primaten zeigt *Troglodytes niger* die weitest proximalwärts verschobene Ausdehnung der sternalen Pleuragrenzen. Keine andere Form übertrifft hierin den Chimpanse, selbst wenn wir alle bisher bekannt gewordenen individuellen Varietäten in Betracht ziehen. Der so durch Chimpanse eingeleitete Fortschritt in der Umbildungsgeschichte der Pleurasäcke ist ein bedeutsamer zu nennen, weil er durchgehends bei allen drei Individuen erkennbar ist und überhaupt vielleicht nur in geringem Maße individuellen Schwankungen unterliegt.

Die distale, lateralwärts gehende Deviation der linken Grenzlinie befindet sich beim Chimpanse wohl innerhalb des Kreises individueller Variationen, schmiegt sich aber in den Rahmen progressiver Zustände ein, in so fern eine so hochgradige Variationsbreite bei niederen Primaten vermisst, bei den anderen Anthropoiden hingegen zur Regel wird, beim Menschen als normale Erscheinung hervortritt.

Trägt der Thatbestand beim Chimpanse auch mancherlei Kennzeichen einer fortschreitenden Entwicklung, so treten dieselben doch in Hinsicht auf die im Folgenden zu beschreibenden, hochgradig umgewandelten Zustände zurück.

β. *Troglodytes gorilla*.

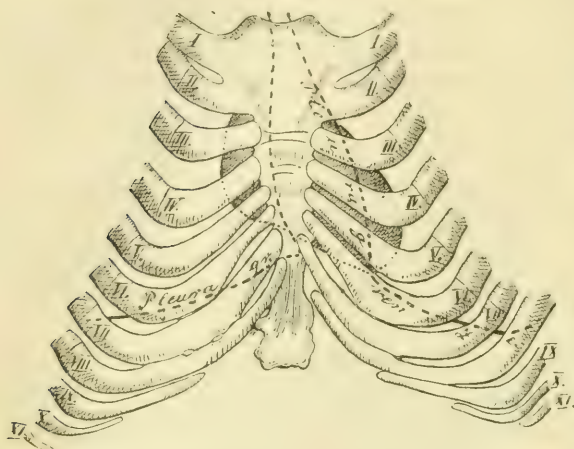
Die Textfiguren 10 und 11 geben das Verhalten zweier Individuen wieder, von denen das eine früher der Darstellung TANJA's bereits Dienste geleistet hat. Die Aufnahme des Thatbestandes wurde ergänzt und in einigen Punkten genauer bestimmt.

Die Aneinanderlagerung beider sternalen Pleuragrenzen ist bei beiden Individuen verloren gegangen. Andeutungen einer einstmaligen Berührung erhielten sich auf Fig. 10, wo die Grenzlinien an der *Incisura jugularis sterni* nur 0,5 cm von einander entfernt liegen.

Andernorts sind die Grenzlinien aus einander gewichen. Hierdurch hat sich hinter der ventralen Thoraxwand ein interpleurales,

medianes Feld eingestellt, welches demjenigen beim Chimpanse der Fig. 9 ähnelt. Nach der Größe des Feldes bemessen wir die Umwandlung, welche an den Pleuragrenzen Platz gegriffen hat. Auf Fig. 10 divergieren die Grenzlinien vom Manubrium an in distaler Richtung und

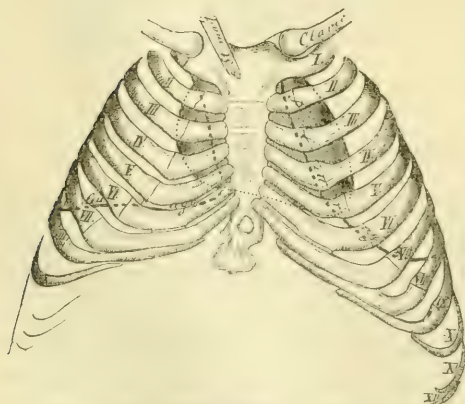
Fig. 10.



Troglodytes gorilla. ♂. Heidelberg. 2/5.

um in dieser Größe in der ganzen distalen Ausdehnung sich zu erhalten.

Fig. 11.



Troglodytes gorilla. ♀. A. 1/3.

entfernen sich in der Höhe des 4. Rippenpaares am erheblichsten von einander, welche Entfernung 2,3 cm beträgt. Weiter distal ist die Distanz bis auf 1,8 cm vermindert. Gewaltiger macht sich die Erscheinung auf der Fig. 11 geltend, wo die Entfernung beider Linien von einander bereits am Manubrium sterni 3—4 cm beträgt,

Die ursprüngliche median-sternale Lagerung wird durch das Auseinanderrücken der Pleuragrenzen entweder an der einen Hälfte oder aber an beiden Körperseiten notwendig beeinträchtigt.

Der diesbezügliche primitivste Zustand ist auf der rechten Seite der Fig. 10 bewahrt geblieben. Unweit und links von der Medianlinie bestreicht die linke Sternalgrenze die hintere Fläche des Sternum. Distal kreuzt die Grenzlinie sogar die Medianlinie und berührt die Sternalinsertion der 7. rechten Rippe.

Die rechte Grenzlinie der Fig. 11 hat die Medianlinie distal auf etwa 1 cm, proximal aber auf mehr denn 2 cm verlassen. Damit ist sie dem Sternum völlig untreu geworden und bestreicht statt dieses die Knorpel der sechs oberen Rippen.

Gleiches hat sich auch auf der linken Körperhälfte, auf der Fig. 10 von der 2. bis 6. Rippe, auf der Fig. 11 jedoch schon von der 1. Rippe an eingestellt. Bei dem einen Exemplar bemisst sich die weiteste Entfernung von der Medianlinie auf ca. 2 cm (Fig. 10), bei dem anderen auf etwa 3 cm.

Die Grenzlinien geben hier durch ihre laterale Verschiebung die sternale Natur preis: sie sind costale Linien geworden, an denen die ursprünglich scharfe Absetzung zwischen sternalem und costalem Theile sich ganz verwischt hat.

Das interpleurale Feld an der ventralen Thoraxwand ist auf Fig. 10 in proximal-distaler Richtung von ovaler, auf der Fig. 11 von trapezförmiger Gestalt. Es gestattet an beiden Objekten dem Herzen eine Annäherung an die ventrale Thoraxwand. Die distale Ausdehnung der »sternalen« Pleuragrenzen ist eine recht verschiedenartige, sowohl an beiden Individuen als auch an den beiden Körperhälften derselben. Dem indifferentesten Zustande begegnen wir auf der rechten Seite der Fig. 10. Hier liegt das distale Ende in der Höhe der Sternalinsertion der rechten 8. Sternalrippe, 0.6 cm distalwärts von der sternalen Einlenkung der linken 7. Rippe. Es ist möglich, dass dieser Differenzzustand mit dem Erhaltensein einer 8. Sternalrippe in irgend einem genetischen, entfernteren Verbande stehe. Es bleibt jedoch bemerkenswerth, dass ein solcher Zustand beim Chimpanse sich nicht erhalten hat, trotzdem auch bei ihm eine gleiche Anzahl sternaler Rippen angetroffen wird (Fig. 5: es ist um so bemerkenswerther, als die Sternalgrenzen des Gorilla in anderen Punkten umgewandelter sind als die des Chimpanse).

Die rechte Sternalgrenze der Pleura erscheint auf der Fig. 11 bis zur 6. Rippe, also um zwei Segmente weiter proximalwärts als auf derselben Seite der Fig. 10 verschoben. Die linksseitigen Pleuragrenzen lassen durch ihre lateralen, starken Deviationen das distale Ende undeutlich werden, was auf Fig. 10 in unvollkommener Weise, auf Fig. 11 jedoch vollkommen erreicht ist. Auf Fig. 10 wird man das distale Ende da zu suchen haben, wo die Grenzlinie hinter dem Knorpel der 6. Rippe geknickt erscheint und den mehr sagittalen Verlauf mit einem lateralwärts gerichteten vertauscht. Man braucht sich die Grenzlinie an der Knickungsstelle nur noch etwas weiter

lateralwärts verschoben zu denken, so erhält man einen Zustand, welcher auf der Fig. 11 realisirt ist.

Bei P. EISLER (Das Gefäß- und peripherische Nervensystem des Gorilla. Halle 1890. pag. 3) finden sich einige Angaben über die sternalen Pleuragrenzen eines Gorilla. Dieselben sind jedoch nicht vollständig und nicht genau genug, als dass sie einen Anhaltspunkt für neue Betrachtungen geben können. Wohl lässt sich aus den Angaben entnehmen, dass die rechte Sternalgrenze in der Höhe der 1. und 6. Rippeninsertion hinter dem Brustbeine sich befinde, dass die linke Grenzlinie aber fast in ganzer Ausdehnung lateral vom Sternum hinziehe. Der Zustand entspreche demnach mehr dem auf Fig. 10 als dem auf der Fig. 11 dargestellten Verhalten.

Das höchste Maß fortschreitender Umwandlung in den Grenzverhältnissen längs der ventralen Thoraxwand treffen wir beim Orang an.

γ) *Simia satyrus*.

Das von TANJA (O. c. pag. 167 und 168, Fig. 18) untersuchte jugendliche Exemplar wies Zustände auf, welche zur Meinung berechtigten, dass Orang eine noch höhere Stellung einnähme als Gorilla. Diese Ansicht wird durch die von mir gefundenen, auf Fig. 12 wiedergegebenen Thatsachen vollauf bestätigt. Hier erweisen sich alle Einrichtungen sogar noch weiter umgebildet als an jenem Exemplare.

Dabei ergeben sich auch für den Orang sehr bedeutsame individuelle Verschiedenheiten. Der primitivste Befund bereits, der bei TANJA sich beschrieben findet, erhebt das Genus in Bezug auf die an der ventralen Thoraxwand erkennbaren Organisationen auf einen sehr hohen Rang.

Das Gemeinsame beider Beobachtungen besteht erstens in der symmetrischen Lagerung der sternalen Grenzlinien, zweitens in deren übereinstimmenden Lage hinter der Incisura clavicularis, und drittens darin, dass die Grenzlinien die 6. Rippe jederseits am Übergange vom Knochen in den Knorpel schneiden.

Eine Berührung der beiderseitigen Pleuragrenzen, wie sie beim Chimpanse erkennbar und beim Gorilla noch angedeutet (vgl. Fig. 10) ist, ist beim Orang nicht wahrgenommen.

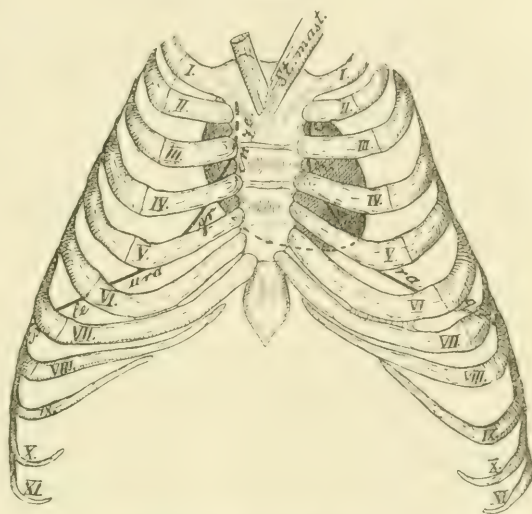
TANJA fand die Pleuragrenzen gleichartig aus einander gewichen; eine jede von ihnen folgte dem lateralen Rande des Sternum. So entstand ein interpleurales, von der Serosa nicht bedecktes Feld,

welches, hinter dem Sternum befindlich, eine bedeutende Längsausdehnung gewann. Die mächtige Breitenentfaltung des Brustbeines gestattete jenem Felde zugleich eine stattliche transversale Ausdehnung. Die Breite beträgt, nach der Figur bei TANJA gemessen, etwa 1,2 bis 1,4 cm.

Die rechte Grenzlinie bewahrte auf Fig. 12 Zeichen einer ster-

nalnalen Lage. Die Linie schneidet den lateralen rechten Randtheil des Manubrium, um an der Sternalinsertion der 3. rechten Rippe das Brustbein zu verlassen. Die linke Grenzlinie finden wir hinter dem Knorpel der 2. Rippe. So ist bereits in dieser Höhe die sternale Natur der Pleuragrenzen in eine costale umgeändert. Hierdurch erhebt sich dieser Befund bei Weitem über denjenigen der Fig. 10, schließt sich enger an den der Fig. 11

Fig. 12.



Simia satyrus. Junges Männchen. 1/2.

an, ohne dass letzterer ihm vollkommen ebenbürtig ist.

Die Grenzlinien divergiren von der Höhe des 3. Rippenpaares an in distaler Richtung, Anfangs allmählich, bald aber so beträchtlich, dass sie in der Höhe des 3. Rippenpaares 2 cm. in der Höhe des 5. Paares aber 6 cm, also um das Dreifache der beiderseitigen, mehr proximal bestimmbarren Entfernung, aus einander liegen. An dem TANJA'schen Exemplare beträgt die Distanz in der Höhe des 5. Rippenpaares nur 2 cm. Eine gleich starke Divergenz der beiderseitigen Grenzlinie wird beim Gorilla nicht gefunden. Dies hat seinen Grund hauptsächlich darin, dass die rechte Linie der Fig. 11 der linksseitigen in der lateralen Verschiebung nicht gefolgt ist.

Die distale Ausdehnung der Grenzlinien lässt sich an dem TANJA'schen Exemplare genau bestimmen. Sie fällt mit dem proximalen Rande des Sternaltheiles der 5. Rippe jederseits zusammen.

von wo aus die Grenzlinien scharf abgesetzt, in transversaler Richtung costal verlaufen. Durch diese hohe, proximale Verlagerung der ventralen Abschnitte der Pleurasäcke übertrifft Orang den Gorilla der Fig. 10 (rechts) um die Höhe von drei, den Gorilla der Fig. 11 (rechtsseitig) um die Höhe von etwas mehr als einem Segmente. Um die Höhenstrecke von etwas weniger als einem Segmente liegt die Grenze beim Chimpanse weiter distalwärts als beim Orang. Letzterer ist also durch keinen anderen Anthropoiden übertroffen.

Die distale Ausdehnung der ventralen, einstmaligen sternalen Pleuragrenzen ist auf der Fig. 12 nicht anzugeben, da vermöge deren ganz differenter Anordnung ein kontinuierlicher Übergang in die costalen Grenzlinien zu Stande gekommen ist. So liegt denn hier auf beiden Seiten ein gleicher Zustand vor, wie wir ihn auf der linken Körperhälfte des Gorilla der Fig. 11 antreffen. Die Übereinstimmung ist um so größer, als die lateral ausweichenden Grenzlinien je die Knochen-Knorpelzone der 6. Rippe bestreichen.

f) Mensch.

Der Breitengrad individueller Variation an den sternalen Pleuragrenzen des Menschen ist durch T. TANJA'S Untersuchungen in befriedigender Weise bestimmt worden. Meine Beobachtungen über diesen Gegenstand reihen sich in den Kreis der Mittheilungen jenes Autors ein. Ich beabsichtige, das verfügbar gewordene, reiche Material zu ordnen, was durch Heranziehen der bekannt gewordenen thierischen Zustände möglich wird. TANJA'S Untersuchungen sind die Quelle, aus welcher ich schöpfen darf.

Mit dem Anwachsen der Beobachtungen beim Menschen sah TANJA auch die Zahl individueller Schwankungen zunehmen und das überbieten, was andere Autoren zur Kenntnis brachten (J. HAMERNICK, C. SICK, PANSCH u. A.). Die Schwankungen haben neben dem wissenschaftlichen ein praktisches Interesse. Es bleibt seltsam, dass Lehrbücher, welche die menschliche Anatomie in topographischer Behandlung für Ärzte vorführen, von jenen individuellen Variationen nichts melden, sondern von einer Starrheit der betreffenden Einrichtungen erzählen, wodurch das Prädikat einer unrichtigen Darstellungsweise auf jene Lehrbücher Anwendung findet.

Überblickt man die Fülle individueller Schwankungen, so ist zunächst hervorzuheben, dass letztere oftmals Anklänge und selbst völlige Übereinstimmung mit dem pithecoiden Charakter aufweisen,

dass die Variationen andererseits als progressive Erscheinungen beim Menschen eine ganz bestimmte Grenze niemals überschreiten. Diese Grenze reicht niemals an jenen Grad der progressiven Umwandlung heran, welchen wir beim Gorilla und beim Orang angetroffen haben, trotzdem unsere Kenntnis von letzteren eine so spärliche ist. Auf Grund bisheriger Wahrnehmungen kann ausgesagt werden, dass der Mensch in Bezug auf Umbildung der Pleurasäcke und der sternalen Grenzlinien nicht am Ende der Entwicklungsreihe stehe. Anthropoide Affen haben den Menschen in diesen Punkten, allem Anscheine nach sogar um ein Bedeutendes, überholt. Diese Aussage kann in keiner Weise durch jenen Einwand beeinträchtigt werden, dass wir bis jetzt noch zu wenige genaue Befunde von Anthropoiden kennen: denn wir entkräften jenen Einwand durch den Hinweis auf die Möglichkeit, dass jeder neue Befund in erhöhtem Grade zu Gunsten unseres Ergebnisses sprechen könne.

Die vielfachen Beobachtungen beim Menschen lassen sich, wie folgt, zusammenfassen und beurtheilen. Es sei, wo es sich um die Verwerthung der Litteratur handelt, auf TANJA's Aufsatz verwiesen.

α) Aneinanderlagerung der beiderseitigen sternalen Pleuragrenzen.

Die Berührung der sternalen Pleuragrenzen ist ein häufiger Befund; sie wird fast regelmäßig in geringerer Ausdehnung, seltener über weite Gebiete streichend angetroffen. Diese letztere Form ist die primitivste. Was sie angeht, so sind Fälle bekannt geworden, in denen die Berührung vom Manubrium oder von der Höhe der 2. Rippe an über das ganze Corpus sterni und über die proximale Hälfte des Processus ensiformis beibehalten ist. TANJA hat Solches beim neugeborenen Knaben (vgl. o. c. Fig. 22), beim 18 Monate und 8 Jahre (Fig. 31) alten Knaben sowie beim 55jährigen Manne beobachtet. Es handelt sich dem zufolge nicht bloß um Alterszustände: es ist jedoch die Annahme nicht völlig ausgeschlossen, wenn schon sie sehr unwahrscheinlich ist, dass jener Zustand allein dem männlichen Geschlechte eigen sei. Sicherlich ist der Zustand ein sehr primitiver; er knüpft direkt an Verhältnisse an, welche uns bei niederen Affen entgegenzutreten pflegen. *Cercopithecus cynomolgus* (TANJA Fig. 11) mag als Beispiel hierfür dienen. Der ursprüngliche Typus mit seinen Correlationen kennzeichnete sich beim Menschen noch deutlicher in demjenigen Falle, in welchem acht

Sternalrippen sich erhielten und jederseits eine starke distale Ausdehnung der sternalen Pleuragrenzen sich hinzugesellte (TANJA, Fig. 22). Bei keinem anthropomorphen Affen — vom Genus *Hylobates* sehen wir ab — ist bis jetzt ein auch nur annähernd gleiches, indifferentes Verhalten angetroffen worden.

In den erwähnten Fällen beginnt die gegenseitige Berührung etwa in der Höhe des 2. Rippenpaares. Weiter proximalwärts bis zur Mitte des Manubrium reichend fand TANJA dieselbe bei einem 11jährigen Mädchen (O. c. Fig. 32). Ein so indifferenter, durch eine weiter proximal ausgedehnte Berührung charakterisierter Zustand jedoch, wie wir ihn auf unseren Textfiguren 3 und 7 abbildeten, tritt den jetzigen Erfahrungen nach beim Menschen nicht mehr auf.

Beobachtungen für weniger weit distalwärts als in den primitivsten Zuständen sich erstreckende Aneinanderlagerung der sternalen Pleuragrenzen liegen in aller Vollständigkeit vor. Es werden Individuen jeden Alters in dem oder jenem Entwicklungsstadium angetroffen. C. SICK beobachtete zu wiederholten Malen eine Aneinanderlagerung der sternalen Pleurablätter hinter dem Brustbein von der Höhe des 2. Rippenpaares an bis zur Basis des Schwertfortsatzes (Archiv für Anatomie und Physiologie 1885). Bei TANJA findet man Beobachtungen über die Ausdehnung der sich berührenden beiderseitigen Pleuragrenzen von der Höhe des 2. bis zu derjenigen des 7. Rippenpaares, von der Höhe des 2. bis zum 6., des 2. bis zum 5., des 2. bis zum 3. Rippenpaare angegeben, woran sich dann jene Fälle anschließen, wo die Berührung bis auf kleine Strecken eingeschränkt und schließlich ganz aufgegeben worden sind. Nach HAMERNIK (Das Herz und seine Bewegung. Prag 1858) bleiben die beiderseitigen Sternalgrenzen normalerweise bis zur Höhe der Sternalinsertion des 6. Rippenpaares vereinigt, nach LUSCHKA (VIRCHOW's Archiv. Bd. XV. 1858) und PANSCH bis zur Höhe der Sternalinsertion des 4. Rippenpaares. Die Thatsache, dass beide Sternalgrenzen zuweilen keinerlei Berührung eingehen, hatte mehrmals auch SICK beobachtet. Manche der von TANJA beobachteten Zustände waren auch früheren Autoren bekannt geworden (vgl. vor Allem LUSCHKA, SICK, PANSCH).

Die gradatim fortschreitende Auflösung einer primitiven Anordnung ist durch eine Reihe individueller Variationen realisiert. Wir sehen die Stelle primitivster Anordnung allmählich in eine progressive Einrichtung höchster Ordnung einrücken. Es werden, wenn wir die vielen Variationen als eine Entwicklungsreihe betrachten dürfen, auch

Stadien durchlaufen, welche bei Anthropoiden andeutungsweise sich zeigen. So ist beim Chimpanse der Fig. 8 die Berührung der Pleuragrenzen bis zur 5. Rippe erhalten: sie ist beim Exemplare der Fig. 9 in distaler Ausdehnung auf die Grenze von Manubrium und Corpus sterni beschränkt. Die großartigen Umwandlungen beim Gorilla und Orang indessen haben die genannten menschlichen Befunde bei Weitem überflügelt: wir treffen sie in den zahlreichen Beobachtungen, vom Menschen entnommen, auch in Anklängen nicht an. Die direkteste Verbindung zwischen den Einrichtungen der Anthro-poiden und des Menschen wird auch hier durch Chimpanse vermittelt.

Die beiderseitigen sternalen Grenzlinien werden zuweilen in medianer Lage angetroffen und drücken dann die Symmetrie der Pleurasäcke aus, welche, allerdings nicht ohne Ausnahme, bei niederen Formen zu bestehen pflegt. Die Grenzlinien befanden sich bei einem 55jährigen Manne vom Manubrium an bis zum Processus ensiformis in der Medianebene, bis zum 6. Intercostalraume bei einer 69jährigen Frau, bis zur Höhe des 3. Rippenpaares bei einem 66 Jahre alten Manne (vgl. TANJA).

In anderen Fällen gegenseitiger Berührung sind die Grenzlinien nach der einen oder anderen Körperseite hin abgewichen. Am häufigsten findet dasselbe nach links, nur selten nach rechts hin statt. Die linksseitige Deviation lässt die vereinigten Grenzlinien bis zum linken Sternalrande gelangen. Nur ein einziges Mal fand TANJA (O. c. Fig. 26 und pag. 182) dieselben den linken Sternalrand überschreiten, in welchem Zustande aber sofort die distale Trennung beider Grenzlinien folgte. Sonst kann der linksseitige Verlauf längs des ganzen Sternum bis zum Schwertfortsatze hin oder allein über kleine Abschnitte des Brustbeines sich erstrecken. — Die rechtsseitige Ablenkung der eng benachbarten Grenzlinien ist weniger intensiv und bezieht sich meistens nur auf kleine Strecken des sternalen Verlaufes. Da der rechte Sternalrand nie bestrichen wird, bildet nur die rechte Sternalhälfte den Ort für Anlagerungen der sich berührenden Grenzlinien. Nie verlaufen die rechts verschobenen beiderseitigen Linien über eine größere Strecke als die Entfernung von 2—3 Rippen beträgt (vgl. TANJA, Fig. 33 u. 34).

Die Linksverlagerung der vereinigten sternalen Grenzlinien ist bei Affen keine ganz seltene Erscheinung. Auf der Fig. 3 nimmt man dieselbe im proximalen Gebiete, auf Fig. 5 fast in ganzer Ausdehnung wahr. Ähnliche Wahrnehmungen machte TANJA. Bei *Hylobates agilis* ist die Verlagerung nach links von mir

beschrieben und abgebildet (O. c. Fig. 10). — Eine Rechtsverlagerung kommt wie beim Menschen auch bei niederen Formen selten vor. Ein auffallendes Beispiel hierfür bildet der bei *Cynocephalus mormon* durch TANJA aufgenommene Befund (l. c. Fig. 7), bei welchem die am 4. rechten Rippenknorpel zusammentretenden Grenzlinien rechts vom Sternum bis über die 9. Sternalrippe distalwärts ziehen.

Die Ursachen für die laterale Deviation sind für den einzelnen Fall mit mathematischer Genauigkeit nicht anzugeben, zumal auf die Nachbarorgane in der Regel nicht mit der nöthigen Sorgfalt geachtet worden ist. Die häufige Linkslage jedoch, welche beim Menschen unter 20 Fällen lateraler Deviation 16mal zutrifft (TANJA), lässt das links sich verlagernde Herz als den schuldigen Theil vermuthen. Viele andere Thatsachen, deren noch Erwähnung geschehen wird, bestärken uns darin.

Die distale Ausdehnung der primitiv an einander lagernden Pleuragrenzen ist beim Menschen äußerst verschieden. In dieser Verschiedenheit spiegelt sich ein großes Stück der phylogenetischen Verhältnisse wieder. Das distale Ende wird einerseits hinter der Mitte des Schwertfortsatzes bei gleichzeitig bestehenden acht Sternalrippen und andererseits in der Höhe des 3. Rippenpaares gefunden. Zwischen diesen extremen Stellungen der distalen Enden der Grenzlinien liegen fünf Segmente, welche in sternaler Breite der ursprünglichen, nachbarlichen Beziehungen der sternalen Pleuragrenzen beraubt werden können.

Die distale Ausdehnung hängt nachweislich eben so wenig beim Menschen wie bei anderen Formen (s. Chimpanse) direkt von der Vermehrung der normalen Sternalrippen ab. Denn man findet bei TANJA auf Fig. 28, wo acht Sternalrippen bestehen, die distale Ausdehnung weniger weit als auf der Fig. 31 links, wo nur sieben wahre Rippen angetroffen werden, ausgeprägt. Auffallender noch erscheint der proximale Rückzug der distalen Enden auf Fig. 33, wo ebenfalls acht sternale Rippenpaare als eines der Merkmale für die Indifferenz erhalten sind.

Überall, wo die sternalen Pleuragrenzen in unmittelbarer Nachbarschaft sich befinden, wird auch eine Andeutung eines Ligam. pericard.-sternale bestehen müssen, welches dann die alleinige ventrale Scheidewand der Pleurahöhlen formt, bis zu welcher die beiderseitigen Lungen sich unter Umständen ausdehnen mögen. Ich scheue mich, jenes Ligament als Mesocardium zu bezeichnen, welchen

Namen TANJA (O. c. pag. 154) übernommen hat. Als Mesocardium post. etc. werden ganz andersartige embryonale Einrichtungen aufgeführt. Eher dürfte der Name eines „Mesopericardium anterius“ auf jene seröse Duplicatur zutreffend sein (vgl. Prosimier. O. c. pag. 252).

β) Auseinanderweichen der beiderseitigen sternalen Grenzlinien in ganzer Ausdehnung.

Die große Reihe von Zuständen, in welchen die Pleuragrenzen eine kleinere oder größere Strecke aus einander wichen, fand ihre Darstellung im Vorhergehenden, da das Auseinanderrücken in proximaler sowie distaler Richtung stets direkt an die primitiv bewahrte Berührung der Grenzlinien sich anschließen musste. Wir haben daher hier nur des Auseinanderweichens in ganzer Ausdehnung zu erwähnen.

Die hierher gehörenden Entwicklungsstadien lassen sich in mehrere Gruppen scheiden. In die eine Gruppe gehören diejenigen Befunde, in welchen die beiderseitigen Grenzlinien gleichmäßig aus einander gewichen sind. Diese werden nicht häufig angetroffen. Bei TANJA finden wir einen diesbezüglichen Befund, der an einem 2-jährigen Mädchen aufgenommen, auch beschrieben und abgebildet (l. c. pag. 187 Fig. 30) worden ist. Die Grenzlinien bestreichen hier jederseits das Sternum in der Nähe seiner lateralen Ränder bis zur Sternalinsertion des 7. Rippenpaares.

In eine zweite Gruppe würde ich alle diejenigen Zustände einfügen, in denen die linke Grenzlinie die primitive, mediane Lagerung beibehalten, indessen die rechte sich lateralwärts verschoben hätte. Ein derartiges Verhalten in typischer Ausbildung ist jedoch bisher unter normalen Verhältnissen nicht beobachtet worden.

In eine dritte Gruppe füge ich die Fälle ein, in denen die rechte Sternalgrenze die primitive Lage ungefähr beibehalten hat, und die linke Grenzlinie lateralwärts sich verschob. Hierfür lassen sich zahlreiche Beispiele anführen. Beispiele von sehr verschiedenem Entwicklungsgrade. Die linke Pleuragrenze ward, getrennt von der median gelegenen rechten, hinter den Knorpeln der sechs proximalen linken Rippen gefunden (TANJA Fig. 21). Bei einem 20 cm langen Fötus (vgl. TANJA Fig. 20) war die sagittal verlaufende linke Grenzlinie weiter lateralwärts verschoben, um distal dem lateralen Bogen der 7. Rippe zu folgen. Bei einem Neugeborenen fand TANJA die linke Pleuragrenze je hinter der Mitte der oberen sieben linken Rippenknorpel

Fig. 24'. In den beiden letzten Fällen war die rechte sternale Grenzlinie ebenfalls seitlich bis zum lateralen Sternalrande verschoben, so dass diese Zustände nur in Rücksicht auf die überwiegende linksseitige Verlagerung in diese Gruppe zu zählen sind.

Die aus einander weichenden sternalen Pleuragrenzen schaffen hinter der ventralen Thoraxwand ein verschiedenes großes interpleurales Feld, das dem Herzen eine nähere Nachbarschaft mit der Skeletwand einräumt. Für die Entstehung dieses Feldes wird die links lagernde Herzspitze verantwortlich gemacht. Wir erblicken für diese Annahme ein Argument darin, dass die linke sternale Pleuragrenze in der lateralen Verlagerung während des Auseinanderweichens beider Grenzlinien am meisten betroffen ist, dass fernerhin die größere Häufigkeit linksseitiger Verschiebung der beiderseitigen, im ursprünglichen Verbande verbleibenden Pleurablätter nur auf Grund einer nach links bewegenden Kraft eingetreten sein kann. Als diese Triebfeder können wir nur die Herzspitze anrufen. Die Linkslagerung der letzteren hat aber nicht nothwendig ein Auseinanderweichen der Pleuragrenzen im Gefolge; sie kann auch ihre Wirkung in der Deviation der beiden sternalen Pleuragrenzen gemeinsam äußern. Da die Pleuragrenzen andererseits in medianer Nachbarschaft verharren können (s. pag. 187), so geht daraus mit voller Evidenz hervor, dass noch andere Kräfte bei der Deviation der Grenzlinien gleichzeitig im Spiele sein müssen, dass die Linkslage der Herzspitze allein bei unseren Erklärungsversuchen uns nicht helfen kann. Wir werden auf den letzten Blättern hierauf zurückkommen.

γ) Die durch die Herzlage bedingte Linksabweichung der linken Pleuragrenze.

Deutlicher tritt als eines der ursächlichen Hauptmomente für die Linksverschiebung der Pleuragrenzen die Lage des Herzens in jenen Fällen zum Vorschein, in welchen eine als »Herzabweichung« seit LUSCHKA (1857) gekannte, laterale Ausbiegung der linken ventralen Pleuragrenze besteht. Diese Herzabweichung der linken Pleuragrenze kann sich sehr verschieden äußern und vermag sich sogar mit allen, bisher verwertheten Befunden zu kombiniren, um dadurch einen größeren oder einen kleineren Ausschlag für die Linksverlagerung der linken Grenzlinie überhaupt hervortreten zu lassen. Auf diese Weise ward eine große Fülle von individuellen Schwankungen erzeugt, welche, so lange sie nur zum Theile gekannt waren,

für viele Autoren die Ursache wurden, für die menschlichen Pleura-verhältnisse verschiedene Normalbefunde aufzustellen. die einseitig, nicht allumfassend, den realen Zuständen wohl direkt nicht widersprachen und dadurch alle ein gewisses Maß von Berechtigung fanden. Die in die Kategorie der »Herzabweichung« fallenden Befunde der linken Pleuragrenze sind als progressive zu deuten und reihen sich als solche direkt an die Zustände an, welche wir beim Chimpanse (Fig. 9), beim Gorilla (Fig. 10 u. 11) beim Orang (Fig. 12) vorgefunden haben.

Die Herzabweichung oder die perikardialen Deviationen der menschlichen Pleuragrenzen finden sich in der Regel in distaler Gegend, in der Nähe der Herzspitze. Sie äußern sich, um deren am weitest fortgeschrittene Stadien zu nennen. darin, dass die linke Grenzlinie bereits an den sternalen Insertionen der linken 6., 5., 4. oder gar der 3. Rippe das Brustbein verlässt, um dann entweder leicht gebogen und mit nach links gerichteter Konkavität distal- und lateralwärts auszubiegen, oder aber um eine geringere oder stärkere Biegung nach links hin einzugehen und dem Sternum die Konkavität zuzuwenden. Die schematischen Angaben der Autoren, welchen wohl durchgehends LUSCHKA maßgebend gewesen ist, fallen in diese Kategorie. Sie tragen das Gemeinsame einer proximal streckenweise erhaltenen, primitiven Berührung der beiderseitigen sternalen Grenzlinien. Durch TANJA's Beobachtungen ist unsere Kenntnis auch von den diesbezüglichen progressiven Variationen erweitert worden. Ich verweise auf dessen Figuren 34, 33, 29, 27, welche in dieser Reihenfolge sich steigende sekundäre Einrichtungen erkennen lassen. Die perikardiale Deviation erweist sich um so gewaltiger, je weiter rechts die linke Grenzlinie sich von der Nachbarin trennt. Verlässt die linke Pleuragrenze die rechte Nachbarin hingegen hinter der linken Hälfte des Sternum, so verkleinert sich das interpleurale, frei werdende Feld nothwendigerweise. Dass die rechte sternale Pleuragrenze in der Deviation der linken Grenzlinie eine Strecke weit zu folgen vermag, ersieht man aus den Fig. 27 und 29 bei TANJA. Die volle Berechtigung zu einer solchen Annahme trifft auf jenen Fall zu, in welchem die beiderseitigen an einander gelagerten Pleurablätter etwa von der Mitte des Manubrium sterni an schräg distal und links zur Sternalinsertion der linken 4. Rippe verlaufen, von wo aus die rechte Grenzlinie durch den 4. linken Intercostalraum zur 5. linken Rippe zieht, um erst von dieser aus, das Corpus sterni kreuzend, der ihr zugewiesenen rechten Körper-

hälfte zuzueilen. Die linke Grenzlinie sehen wir indessen von der 4. Rippe an eine noch prägnantere perikardiale Deviation eingehen. Die Konkavität der Linie ist medianwärts gekehrt. Die Beobachtung wurde an einem neugeborenen Knaben aufgenommen (TANJA Fig. 26).

Die Herزابweichung der linken Pleuragrenze kann auch noch weiter proximalwärts verschoben sein, wofür Beobachtungen vorliegen. Der Sitz der größten lateralen Ausbuchtung wurde durch TANJA in der Höhe der 4. Rippe gefunden (O. c. Fig. 23). Es betraf dies einen Fall, in welchem eine Trennung der beiderseitigen Grenzlinien gleichzeitig in ganzer Ausdehnung eingetreten war, so dass das interpleurale Feld eine enorme Größe erreichte.

C. SICK findet, dass die linke ventrale Pleuragrenze in der Höhe der Sternalinsertion der 5. Rippe sich auf 3 cm, in der der 6. Rippe auf 4 cm, in der Höhe der Insertion der 7. Rippe sich auf 5 cm vom Brustbeine entfernen könne.

δ) Die distale Ausdehnung

der sternalen Grenzlinien wird bei der partiellen oder vollständigen Scheidung letzterer und namentlich durch eine etwa aufgetretene Herزابweichung sehr modificirt werden müssen, da die distale Ausdehnung dann wegen des eintretenden, allmählichen Überganges der sternalen Pleuragrenzen in die costalen Linien oft nicht mehr genau angegeben werden kann. Die rechte Grenzlinie kann sich in ganz primitiver Weise einerseits bis auf den Schwertfortsatz erstrecken, andererseits bis zur Sternalinsertion der 6. Rippe sich zurückziehen, an welcher Stelle dann der Übergang in die costale Grenzlinie erfolgt. Die linke Linie ist nach stattgehabter Entfernung von ihrer rechten Nachbarin, resp. nach vollzogener perikardialer Deviation nicht mehr bis hinter den Schwertfortsatz verfolgbar gewesen. Der Knorpel der 7. linken Rippe bildet die am weitesten distal gelegene, bekannt gewordene Endstation. Den Grad der proximalen Verschiebung findet man in den obigen Auseinandersetzungen bereits erwähnt.

Es ist ersichtlich, dass die rechte sternale Pleuragrenze des Menschen trotz aller in ihrer Nachbarschaft stattfindenden Umwandlungen ganz Ursprüngliches sich bewahren kann, was von der linken Linie in gleichem Grade durchaus nicht gilt.

Suchen wir die aufgeführten Kennzeichen für den Entwurf eines Gesamtbildes zu verwerthen, so wird die Erscheinung in den Vor-

dergrund zu stellen sein, welche erweist, dass Zustände beim Menschen angetroffen werden, welche direkt an diejenigen niederer Affen anknüpfen, dass derartige aber bis jetzt bei den höheren Affen nicht konnten wahrgenommen werden. Ferner wird die Thatsache einer gradatim fortschreitenden Umgestaltung, welche mit dem Auseinanderweichen beider sternaler Grenzlinien beginnt und in der starken lateralen Ausbiegung der linken Grenzlinie ihr Ende erreicht, in das richtige Licht gestellt werden müssen. Diese Ausbiegung wird in ihrer Abhängigkeit zur Lagerung des Herzens hervorzuheben sein: denn nur durch sie wird dem Herzen derjenige Platz an der ventralen Thoraxwand eingeräumt, welcher von der Pleura nicht überkleidet wird. Als ein bedeutsames Moment wird gelten müssen, dass der Mensch in jener Deviation der Pleuragrenzen das Schicksal mit den Anthropoiden theilt, dass er betreffs derselben mit dem Chimpanse der Fig. 9 und dem Gorilla der Fig. 10 übereinstimmt: dass der umgestaltende Einfluss, welcher mit der Lagerung des Herzens im Verbande steht, beim Gorilla (Fig. 11) und beim Orang (Fig. 12) auch die rechte Sternalgrenze hat ihre primitive sternale Lage aufgeben lassen. Dass dieser weit vorgeschrittene Zustand aber beim Menschen nicht erreicht worden ist, wird zur Charakterisirung der Anthropoiden und des Menschen zu benutzen sein.

Die genannten Resultate, im Verbande mit anderen noch folgenden, sind meines Erachtens die vornehmsten der Untersuchungen über diesen Gegenstand, da sie die Grundlage für eine Werthschätzung nicht nur des Thorax, sondern des ganzen Rumpfes der Anthropoiden und des Menschen mit bilden helfen.

2) Costale (laterale) Pleuragrenzen.

Wir bezeichnen diejenigen als costale Grenzlinien, welche die Beziehungen zu den Rippen von jeher getragen haben und vom Brustbeine aus in scharfer Absetzung gegen die sternalen Pleuragrenzen die Rippen erreichen. Wo die sternalen Pleuragrenzen einen costalen Charakter annahmen, ward ihrer bereits gedacht. Es ward dann auch hervorgehoben, dass die Grenzmarke zwischen beiden Strecken vollkommen verloren gehen konnte.

Für die Beurtheilung der costalen Grenzlinien, für die Darstellung des jeweiligen Sachverhaltes sind uns zwei Kennzeichen an die Hand gegeben: nach ihnen kann der morphologische Werth der

Befunde bestimmt werden. Das eine Kennzeichen gewinnt seine Bedeutung in der Bestimmung der Rippen, hinter welchen die costalen Grenzlinien beim Entstehen aus den sternalen Linien die am weitesten distalwärts verschobene Lage einnehmen. Je weiter distalwärts die Costalgrenzen angetroffen werden, als um so ursprünglicher haben sie zu gelten. Das zweite Kennzeichen entnehmen wir aus der Lage der lateralen Costalgrenzen an der Innenfläche des Knorpels oder des Knochens der verschiedenen Rippen. Je weiter distalwärts die Pleurasäcke an den Rippenspangen ausgedehnt sind, um so primitiver muss im Allgemeinen auch hier der Befund sein. So erhalten wir einen Einblick in die morphologische Rangstellung der Befunde vor Allem aus der Lage der Grenzlinien zu den Knorpel-Knochengrenzen der letzten Rippen. Diese allgemeinen Gesichtspunkte dürfen durch TANJA'S Arbeit, durch die Untersuchungen bei Hylobatiden und Prosimiern als gesichert betrachtet werden. Sie sollen auch auf die neuen Befunde ihre Anwendung finden.

a. *Hylobates syndactylus*.

An den drei von mir untersuchten Exemplaren verhalten sich die beiderseitigen costalen Grenzlinien nahezu symmetrisch. Eine nennenswerthe Asymmetrie besteht nur am Übergange in die sternalen Pleuragrenzen.

Den primitivsten Zustand finde ich auf der Fig. 13. Ein differenteres Verhalten verrathen die Figuren 2 und 4 des Aufsatzes über Hylobatiden.

Die Indifferenz bewahrheitet sich in mehreren Merkmalen. Das eine Kennzeichen ist auf der linken Körperhälfte bewahrt geblieben und findet sich auf nebenstehender Figur veranschaulicht. Es äußert sich darin, dass die Grenzlinie nach dem Verlassen des Proc. ensiformis zur Seite ausbiegend die Spitze der 8. Rippe schneidet, um erst von dieser aus in symmetrischem Verlaufe mit der andersseitigen Costalgrenze die Innenfläche der 7. Rippe zu bestreichen. Sie verlässt die letztere an der Grenze von Knochen und Knorpel. Man vergleiche auch die Fig. 7.

An den zwei anderen Exemplaren wird das freie Ende der 8. Rippe nicht mehr erreicht; wenn schon auf der Fig. 3 des citirten Aufsatzes rechts noch ein Zustand besteht, welcher nicht weit von jenem soeben geschilderten sich entfernt. Je auf der linken Seite (O. c. Fig. 1 und 3) beginnt die Costalgrenze lateral vom Schwert-

fortsätze distal von der 7. Sternalrippe, indessen die rechte Pleura-grenze des einen Exemplares vom Sternum aus direkt hinter den Knorpel der 7. Sternalrippe gelangt (O. c. Fig. 1).

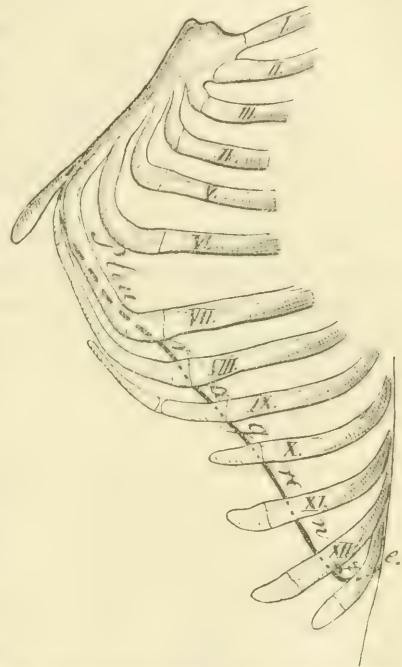
So besteht denn am Beginne der Costalgrenzen bei den einzelnen Individuen eine Verschiedenheit in der Höhenlage. Dieselbe setzt sich in lateraler Richtung fort. Auch hierin stellt nebenstehende Figur das ursprünglichere Verhalten dar. Die Grenzlinie hält sich hinter dem Knorpel der 7. Rippe bis zum Übergange in den knöchernen Theil. An den anderen Exemplaren ist die Costalgrenze proximalwärts verschoben; sie streift zuerst den 6. Intercostalraum (O. c. Fig. 3 rechts), durchsetzt denselben (O. c. Fig. 1 links) und erreicht endlich die innere Fläche des Knorpels der 6. Sternalrippe (O. c. Fig. 3 links, Fig. 1 rechts). Die costale Pleura-grenze ist demgemäß in der Gegend der Knorpel von Sternalrippen bei den Hylobatiden um ein ganzes Segment proximalwärts verschoben.

Verfolgt man die Grenzlinien weiter lateralwärts, so erkennt

man deren Lage auf Fig. 13 hinter den Knorpel-Knochengrenzen der 7., 8, 9. und 10. Rippe. Erst an der 11., 12. und 13. Rippe schneidet die Grenzlinie jederseits die knöchernen Rippentheile in an den Figuren zu entnehmenden Entfernungen vom Rippenknorpel.

Die costale Grenzlinie ist bei den zwei anderen Exemplaren längs der ganzen lateralen Thoraxwand so weit proximalwärts verschoben, dass sie die 7. oder sogar die 6. Rippe an der Grenze von Knorpel und Knochen schneidet, um dann alle distal davon befindlichen Rippen je am knöchernen Abschnitte, weiter und weiter vom Knorpel entfernt, zu bestreichen. Die genauen Maße über die Entfernung vom letzteren findet man auf pag. 420 und 421 des erwähnten Aufsatzes verzeichnet.

Fig. 13.



Hylobates syndactylus, C. Seitliche Ansicht der linken Thoraxhälfte. $\frac{2}{3}$.

Die individuellen Variationen bei *Syndaetylus* beeinträchtigen einigermaßen die seiner Zeit aufgestellte Rangordnung der Hylobatiden nach den bezüglichlichen Befunden. Da das neue Exemplar von *Syndaetylus* sich indifferent verhält als der damals untersuchte *Hyl. agilis*, so würde nummehr die Aufstellung folgender Rangliste gerechtfertigt sein:

- 1) *Hylobates agilis* (helle Var.),
- 2) - lar,
- 3) - *syndaetylus* (juv. ♀ s. Figur),
- 4) - *agilis*,
- 5) - *syndaetylus* (juv. ♂),
- 6) - - (adult ♀).

Aus TANJA'S Untersuchungen entnehme ich die Angaben über diejenigen Rippen, welche an den Grenzscheiden ihrer Knorpel- und Knochenabschnitte durch die costalen Pleuralinien bei den niedriger stehenden Affen getroffen werden. Ich benutze dieselben im Zusammenhalten mit eigenen Beobachtungen zu der folgenden übersichtlichen Tabelle:

	Rippen, welche durch die Pleuragrenzen getroffen werden:		
	an der Grenze von Knorpel und Knochen	an dem knöchernen Abschnitte	am knorpeligen Abschnitte
<i>Ateles paniscus</i>	9. 10. 11. 12. 13.		14.
<i>Cercopith. sinicus</i>	9. 10. 11.		
- <i>radiatus</i>	9.	10. 11. 12.	
- <i>cynomolg.</i>	9.	10. 11. 12.	
- -	8.	9. 10. 11. 12.	
- -	8.	9. 10. 11.	
<i>Cynocephalus morm.</i>	9.	10. 11. 12. 13.	
- <i>Sphinx</i>	8.	9. 10. 11. 12.	
<i>Semnopith. leucopr.</i>	6.	7. 8. 9. 10. 11. 12.	
<i>Hylob. agilis</i> (helle Var.)	8. 9. 10.		13. 11. 12.
- lar	8. 9.	10. 11. 12. 13.	
- <i>syndact.</i> juv. ♀	7. 8. 9. 10.	11. 12. 13.	
- <i>agilis</i>	8.	9. 10. 11. 12. 13.	
- <i>syndact.</i> juv. ♂	7.	8. 9. 10. 11. 12. 13.	
- - ad. ♀	6.	7. 8. 9. 10. 11. 12. 13.	

Diese Tabelle ist in dem Sinne zu interpretiren, dass *Ateles* z. B. den indifferentesten Zustand desshalb darstellt, weil bei ihm erst die 14. Rippe am knöchernen Abschnitte durch die costale Pleuragrenze getroffen ist, dass bei *Hylob. syndaetylus* und bei

Semnopithecus das differentere Verhalten sich eingestellt hat, da bereits die Knochenabschnitte der 7. und aller folgenden Rippen von den Pleuragrenzen bestrichen werden.

Es ist aus der Tabelle ein allmählicher Fortschritt in der proximalen Grenzverlagerung der Pleurasäcke herauszulesen: derselbe ist jedoch kein direkter, kein unaufhaltsam nach dem einen Ziele eilender. Hier und dort zeigen sich Rückschritte, welche individueller (*Cercopith. cynomolgus*, *Hylob. syndact.*) oder genereller Natur (*Hylobatiden*) zu sein vermögen. Eine Gesetzmäßigkeit im sogenannten streng mathematischen Sinne besteht auch hier wie überhaupt in biologischen Erscheinungen keineswegs, da viel zu verschiedene Faktoren letztere bedingen, welche von individueller Natur hierhin und dorthin umzuändern streben. Übersehen wir aber die ganze aufgestellte Reihe, so hebt sich jene Gesetzmäßigkeit hervor, welche eine progressive Entwicklung bekundet und die Organisationsverhältnisse strengstens nach dieser Richtung hin überwacht hat.

b. Anthropoide Affen.

a) *Troglodytes niger*.

An den drei Exemplaren treten wohl bedeutsame Differenzen, aber doch auch Übereinstimmungen in wichtigen Punkten zu Tage. Der Beginn der costalen Grenzlinie liegt am weitesten distalwärts auf der linken Seite des weiblichen Exemplares (Hdbg.) (Fig. 8 und 15), und zwar hinter dem Sternalende der 6. Rippe. Auf der rechten Seite des männlichen Exemplares (Fig. 9) befindet sich die Pleuragrenze hinter dem proximalen Rande der 6. Rippe. Auf der rechten Körperhälfte des weiblichen Chimpanse ist der Beginn der Costalgrenze bis in den 5. Intercostalraum verschoben (Fig. 8). Ein Gleiches findet man auf der linken Seite des von TANJA beschriebenen Verhaltens (O. c. Fig. 16). Diese sekundäre Verschiebung in proximaler Richtung äußert sich in der gleichzeitigen Herzabweichung der sternalen Grenzlinien in einem noch höheren Grade. Auf der Fig. 9 trifft man den Beginn hinter der Sternalportion der 4. Rippe, also um zwei ganze Segmente weiter proximal als im indifferentesten Zustande.

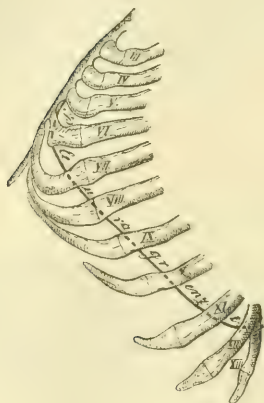
Entweder direkt oder aber nach kürzerem Verlaufe an den Innenflächen der Knorpel des 6. Rippenpaares erreicht die costale Pleuragrenze den 5. Intercostalraum. Letzteres ist links auf den

Fig. 8 und 15 und rechts auf der Fig. 9 der Fall. Die Beziehung zum genannten Intercostalraum wird direkt auf der Fig. 8 (rechts) und auf der Fig. 16 des TANJA'schen Aufsatzes gewonnen.

In allen Fällen schneidet die costale Pleuragrenze die 6. Rippe, um dann in schräger, lateral-distaler Richtung den 6. Intercostalraum zu erreichen. Etwa in der Mitte der 6. Rippe oder etwas mehr lateralwärts findet man die Grenzlinie links auf den Fig. 8 und 9, und rechts auf der Fig. 8. Weiter lateralwärts, selbst bis zur Knorpel-Knochen-Grenze der Rippe, ist die Pleuragrenze auf der Fig. 16 bei TANJA und rechts auf Fig. 9 verschoben.

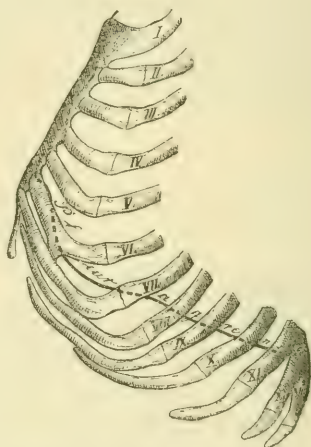
Weiterhin verlaufen die costalen Grenzlinien lateral- und distal-

Fig. 14.



Troglodytes niger. ♂. Seitliche Ansicht der linken Thoraxfläche. $\frac{1}{3}$.

Fig. 15.



Troglodytes niger. Häbg. ♀. $\frac{1}{3}$.

wärts und lassen den verschiedenen Grad der Ursprünglichkeit je nach der Art, wie sie sich zu den Knorpel-Knochen-Grenzen verhalten, zu Tage treten.

Am ursprünglichsten verhält sich das von TANJA mitgetheilte Verhalten. Die Pleuragrenzen erreichen hier die Knochen-Knorpel-Grenze der 9. Rippe. Auf Fig. 14 liegt die Pleuragrenze hinter der Knochen-Knorpel-Grenze der 8. Rippe, auf Fig. 15 hinter derjenigen der 7. Rippe. Letzteres trifft auch für die rechte Körperseite desselben Exemplares zu (vgl. Fig. 8). Das differenteste Verhalten ist rechts auf Fig. 9 erkennbar, wo die costale Pleuragrenze die Knorpel-Knochen-Verbindung der 6. Rippe kreuzt.

In einer gleichen Reihenfolge nimmt bei den verschiedenen Exemplaren die Zahl derjenigen Rippen zu, deren knöcherne Abschnitte von den Pleuragrenzen bestrichen werden. Die Befunde reihen sich wie folgt an einander:

	Rippen, welche durch die Pleuragrenzen getroffen werden:			
	an der Grenze von Knorpel und Knochen		an den knöchernen Abschnitten	
	links	rechts	links	rechts
1) TANJA's Exemplar	9.		10.—13.	
2) Männchen, Amst.	8.	6.	9.—13.	7.—13. (Figuren 9 u. 14)
3) Weibchen, Hdbg.	7.	7.	8.—13.	8.—13. (Figuren 8 u. 15)

Die Kreuzungsstellen der knöchernen Rippenabschnitte durch die Pleuragrenzen liegen an den distalwärts folgenden Rippen weiter und weiter vom Knorpel entfernt. Diese Entfernung wechselt an entsprechenden Rippen verschiedener Individuen; sie darf als eine recht ansehnliche gelten, namentlich im Vergleiche mit den Befunden bei Hylobatiden.

β) *Troglodytes gorilla*.

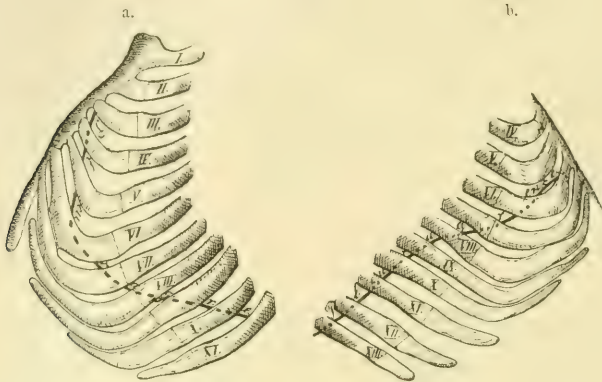
Wo der Beginn der costalen von den sternalen Grenzlinien scharf abgesetzt bleibt, da lässt der Befund nach den costalen Grenzverhältnissen sich gut abschätzen. Wo die sternalen Grenzlinien zu costalen sich umgewandelt haben, wo der Unterschied zwischen beiden Strecken der sterno-costalen Pleuragrenzen verloren gegangen ist, da fehlt uns jeglicher Maßstab für die Feststellung der Grenzbestimmung.

Die Grenzlinie befindet sich rechts auf der Fig. 10 zwischen der Sternalinsertion der 5. und 7. Rippe: sie ist rechts auf Fig. 11 bis hinter die 6. Rippe emporgerückt. Der Beginn der eigentlichen costalen Grenzlinie blieb auf der Fig. 11 links noch gerade erkennbar und liegt ebenfalls hinter der 6. Rippe, deren Knorpel etwa in der Mitte erreicht wird. Der Beginn des costalen Abschnittes der sterno-costalen Pleuragrenze ist auf der linken Seite der Fig. 9 völlig verwischt.

Weiter lateralwärts findet man an den beiden Körperhälften der zwei Individuen die Grenzlinie hinter dem Knorpel der 6. Rippe,

deren proximalen Rand die letztere allein rechts auf der Fig. 11 erreicht. In die Höhe des 5. Intercostalraumes jedoch reicht die Pleuragrenze beim Gorilla nirgends hinauf. Darin sind die Befunde beim Chimpanse als weiter fortgeschrittene zu deuten.

Fig. 16.

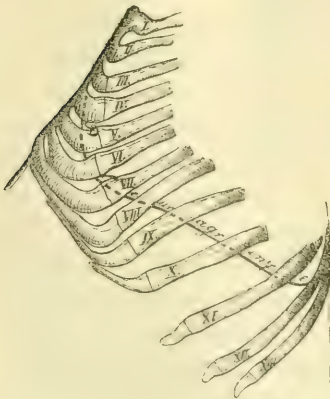
Troglodytes gorilla. ♂. Hdbg. $\frac{2}{3}$.

Ansicht der linken seitlichen Thoraxwand.

Ansicht der rechten seitlichen Thoraxwand.

Die Grenzlinien betreten weiterhin in völliger Übereinstimmung unter einander den 6. Intercostalraum, um die folgenden Rippen und

Fig. 17.

Troglodytes gorilla. ♀. Amst. Seitliche Ansicht der linken Thoraxhälfte. $\frac{1}{3}$.

Zwischenrippenräume immer mehr lateral- und distalwärts zu kreuzen. Dabei werden auch beim Gorilla die Knorpel-Knochengrenzen an verschiedenen Rippen erreicht. In Bezug auf diese Stellen liegt die Pleuragrenze auf der linken Seite der Fig. 16 (a) am weitesten distal. Hier wird die Knorpel-Knochenzone der 8. Rippe an deren proximalem Rande getroffen. Auf der rechten Seite der Fig. 16 (b) ist die costale Pleuragrenze um ein Segment emporgerückt; sie findet sich hinter der Knorpel-Knochenzone der 7. Rippe, welche etwa in der Mitte getroffen wird.

Eine noch weitere Verschiebung in proximaler Richtung erfolgte auf der linken Körperhälfte des Exemplares der Fig. 17. Hier sind der proximale Rand der 7. und der distale Rand der 6. Rippe an der Knorpel-Knochen-Grenze geschnitten (man

vgl. auch Fig. 11). Der differenteste Zustand liegt auf der rechten Seite der Fig. 11 vor, wo die costale Pleuragrenze die Knorpel-Knochen-Grenze der 6. Rippe etwa in deren Mitte schneidet.

Alle Rippen, welche auf diejenigen folgen, deren Knorpel-Knochen-Grenze berührt ist, werden am knöchernen Abschnitte von der Pleuragrenze gekreuzt. Die Kreuzungsstellen entfernen sich distalwärts mehr und mehr von den Rippenknorpeln. Für den Chimpanse galt Ähnliches. Hier wird die Größe der Entfernungen zwischen Rippenknorpel und Pleuragrenze jedoch eine noch viel beträchtlichere; sie ist aus nebenstehenden Figuren direkt abzulesen. Ich kann mich beim Vergleiche der Fig. 14—17 des Eindrucks nicht erwehren, dass die costalen Pleuragrenzen auf der Fig. 17 relativ am meisten proximalwärts verschoben sind, dass Gorilla diesbezüglich über Chimpanse sich erhebt.

Der Übersichtlichkeit wegen ordne ich die Befunde, wie folgt:

	Rippen, welche durch die Pleuragrenzen getroffen werden:			
	an der Grenze von Knorpel und Knochen		an den knöchernen Abschnitten	
	links	rechts	links	rechts
Männl. Exemplar Hdgb. Figuren 10, 16 a, b	8.	7.	9.—13.	8.—13.
Weibl. Exemplar Amst. Figuren 11 u. 17	6.—7.	6.	7.(8)—13.	7.—13.

γ) *Simia satyrus*.

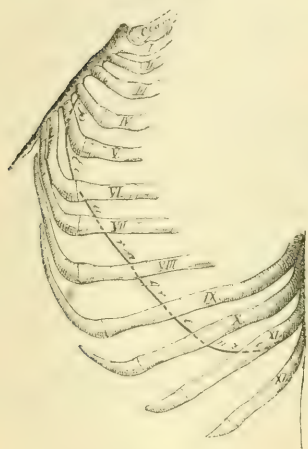
Die durch TANJA aufgenommenen, sowie die auf den Fig. 12 und 18 dargestellten Befunde kommen hier in Betracht. An beiden untersuchten Individuen sind die Pleuragrenzen symmetrisch. An TANJA's Exemplar ist der Beginn der eigentlichen costalen Grenzlinien als Abgrenzung gegen die sternalen Linien noch deutlich erhalten (O. c. pag. 167 und Fig. 18). Man findet den Beginn hinter der Sternalinsertion des 5. Rippenpaares, dessen proximalem Rande er genähert ist. Übertrifft diese starke proximale Verlagerung schon das, was wir bei anderen Anthropoiden antreffen, so sieht man auf der Fig. 12 den Beginn der eigentlichen costalen Grenzlinien durch die Art des Überganges in die sternalen Linien völlig verwischt.

Lateralwärts durchlaufen die Grenzlinien an beiden Exemplaren den 5. Intercostalraum in schräger distaler Richtung, um das 6. Rip-

penpaar am Übergange des Knorpels in den knöchernen Abschnitt zu bestreichen. Das, was beim Chimpanse und Gorilla an dem oder jenem Exemplar als individuelles Verhalten zum Vorschein tritt, scheint, so weit wir nach den vorliegenden Beobachtungen zu urtheilen berechtigt sind, beim Orang sich fester eingebürgert zu haben.

Die weiter lateralwärts folgenden Abschnitte der costalen Pleuragrenzen schneiden die knöchernen Spangentheile der 7. und der sich

Fig. 18.



Simia satyrus. ♂. Seitliche Ansicht der linken Thoraxhälfte. 1, 3.

anschließenden Rippen; sie entfernen sich auch hier distalwärts weiter und weiter von den Rippenknorpeln. Bis zu dem 10. Rippenpaare hin stellen sich die Grenzlinien nahezu senkrecht zu den Skeletspannen, um erst am 11. Paare leicht gebogen dorsalwärts umzubiegen und dann der Innenfläche dieser Rippe jederseits eine längere Strecke anzuliegen.

Da die Körpergrößen beider Exemplare nahezu sich gleich verhalten, so gewinnen die Maßverhältnisse der Entfernungen der Pleuragrenzen von den verschiedenen Rippenknorpeln vielleicht höheres Interesse als an den verschiedenen großen Exemplaren der anderen Anthropoiden. Ich finde, dass die an den Figuren zu kontrollirenden Maße nahezu übereinstimmen.

Wären wir nicht an größere, individuelle Schwankungen innerhalb aller Abtheilungen gewöhnt und müssten wir Ähnliches nicht auch hier voraussetzen, zumal da im Gebiete der sternalen Pleuragrenzen thatsächlich Variationen bestanden, so könnte man auf Grund der Befunde an den costalen Grenzlinien wohl der Annahme beitreten, dass beim Orang erheblich konstantere Zustände als bei den anderen Formen sich eingestellt hätten.

δ) Mensch.

Die costalen Pleuragrenzen sind nach TANJA's Erfahrungen an Objekten jüngsten Alters sowie an Embryonen weit distalwärts gelegen: sie schneiden hier oftmals die knorpeligen Abschnitte aller Rippen. An Objekten aus den ersten Lebensjahren wird dieses Verhalten bereits seltener angetroffen; es wird bei erwachsenen Indi-

viduen gänzlich vermisst. Es findet demgemäß eine proximalwärts vor sich gehende Verschiebung der Costalgrenzen der Pleurasäcke statt, welche sogar sehr bedeutsame Exkursionen anzunehmen vermag (vgl. TANJA Fig. 34).

In dieser Thatsache drückt sich die Übereinstimmung einer allmählich proximalwärts vor sich gehenden Verschiebung der costalen Grenzlinien innerhalb der Primatenreihe mit derjenigen innerhalb eines Genus aus.

TANJA brachte die Verschiedenheiten des jugendlichen und des erwachsenen Verhaltens mit Veränderungen am Thorax in Einklang (O. c. pag. 195).

Aus den bisher vorliegenden Untersuchungen ist mit Sicherheit nicht zu entnehmen, ob das Verhalten der menschlichen Pleuragrenzen dasjenige der Anthropoiden erreicht oder gar übertrifft. Es geht uns der strenge Maßstab der Beurtheilung der Befunde verloren. Einen schwachen Anhaltspunkt hierfür gewinnen wir wohl, sobald diejenigen Rippen, deren Knorpel-Knochen-Grenze von den costalen Grenzlinien getroffen werden, zum Gegenstande der Vergleichung erhoben werden. Die uns durch TANJA bekannt gewordenen Thatsachen seien zu einer natürlichen Tabelle zusammengestellt, aus welcher sich einige Resultate ergeben werden.

Alter		Rippen, welche durch die Pleuragrenzen am Übergange vom knorpeligen in den knöchernen Theil geschnitten werden.			
1.	Fötus, 12,5 cm lang	Die Pleuragrenzen schneiden die Knorpel aller Rippen.			
2.	- 20 - -				
3.	- 20 - -				
4.	- aus d. 9. Mon.				
5.	Mädchen, neugeb.	12. 11.			
6.	Knabe, neugeb.				
7.	Mädchen, 5 Tage				
8.	Knabe, 6 Wochen				
9.	- neugeb.	11.	10.	9.	8.
10.	- 4 Wochen	11.	10.	9.	8.
11.	- neugeb.	10.			
12.	- 4 Monate	10.			
13.	- neugeb.	9.			
14.	Mädchen, neugeb.	9.			
15.	- -	9.	8.		
16.	- 9 Tage	9.	8.		
17.	- 10 -	9.	8.		
18.	- 3 Monate	9. (l.)	8. (r.)		
19.	Knabe, 9 Monate	9. (l.)	8. (r.)		

	Alter	Rippen, welche durch die Pleuragrenzen am Übergange vom knorpeligen in den knöchernen Theil geschnitten werden.	
20.	Knabe, 18 Monate	9. (l.) 8. (r.)	
21.	Mädchen, neugeb.	8.	
22.	- -	8.	
23.	- 3 Monate	8.	
24.	- 5 -	8.	Die Pleuragr. erreichen das 12. Rippenp. erst in der Nähe der Wirbelsäule.
25.	Knabe, 7 Monate	8.	Die Pleuragrenzen ziehen längs des distalen Randes der 11. R. zur Wirbelsäule.
26.	Mädchen, 2 Jahre	8.	
27.	Knabe, 8 Jahre	8.	
28.	Jüngling, 17½ Jahre	8.	Die Pleuragr. erreichen die 12. R. nahe der Wirbelsäule.
29.	- 19 -	8.	
30.	Mann, 46 Jahre	8.	
31.	- 55 -	8.	Die Pleuragr. erreicht das 12. Rippenp. in der Nähe der Wirbelsäule.
32.	- 76 -	8.	
33.	- Alter?	8.	
34.	Mädchen, neugeb.	7.	
35.	Kind, 2 Jahre	7.	Die Pleuragr. gelangt längs des prox. Randes der 12. R. zur Wirbelsäule.
36.	Mädchen, 11 Jahre	7.	
37.	Mann, 62 Jahre	7.	
38.	Frau, 69 -	7.	
39.	- Alter?	7.	
40.	Mädchen, 11 Jahre	7. — 6.	Die 7. R. wird am Knoch., 6. R. am Knorpel geschn.
41.	Mann, 66 Jahre	7. (l.) 6. (r.)	
42.	Frau, 57 -	6.	

Aus der Tabelle entnehmen wir zunächst die wichtige Thatsache, dass die knorpeligen Theile aller Rippen nur bei Embryonen und bei einem neugeborenen Mädchen durch die Pleuragrenzen geschnitten werden, dass letztere allmählich die Knorpeltheile der 12., 11., 10. und 9. Rippen erreichen und kreuzen. Das älteste Individuum, an welchem die 9. Rippe (der einen Seite) am Knochen noch nicht erreicht wurde, war 18 Monate alt (No. 20). Die Nummern 21—33 umfassen diejenigen Fälle, in welchen die Pleuragrenze beiderseits die Knochentheile der 9.—12. Rippe bestreicht. In diese Gruppe gehören einerseits Neugeborene, andererseits Individuen von 46, 55 und 76 Jahren, so dass der genannte Zustand Personen jeden Alters trifft.

Da die 10. Rippe nur bei ganz jugendlichen Individuen als dasjenige erste Skeletstück sich erweist, dessen knöcherner Abschnitt von der Pleuragrenze gestreift wird, da fernerhin die 11. und dann die 12. Rippe bei stets jüngeren Individuen ein ähnliches Schicksal haben, bei Embryonen aber die Knochentheile von Rippen nirgends von den Grenzlinien getroffen werden; so dürfen die jugendlichen Zustände durch diesen Erscheinungskomplex als scharf charakterisirt zu erachten sein. Sie kommen mit denjenigen überein, welche sehr häufig bei niederen Säugethieren (TANJA), bei Prosimiern (O. c.) und bei manchen Affen angetroffen werden (vgl. Tabelle pag. 200). Hierin erblicke ich die Berechtigung zur Annahme, jene Jugendzustände der costalen Pleuragrenzen beim Menschen als atavistische Befunde zu betrachten. Dass aber die primitive, distale Ausdehnung der Pleurasäcke bei jugendlichen Individuen nicht auftreten muss, lehren uns die Nummern 34 und 35 der Tabelle. Dieser Umstand kann jedoch ernstlich als Einwand gegen unsere Annahme wohl nicht erhoben werden.

Am häufigsten ist derjenige Fall beim Menschen realisirt, in welchem die 9. Rippe die erste ist, deren Knochentheil von der Grenzlinie gekreuzt wird. Ein gleiches Verhalten bieten dar: *Cercopithecus cynomolgus*, *Cynocephalus Sphinx*, *Hylobates agilis* (vgl. pag. 200); es darf in der Reihe der niederen Affen als ein hoch stehendes betrachtet werden. Die Anthropoiden haben dieses Verhalten in der Regel hinter sich gelassen.

Die Pleuragrenze erreicht beim Menschen nicht selten den Knochentheil der 8. Rippe (vgl. Tabelle Nr. 34—41). Wenn schon dieser Zustand bei jugendlichen Individuen angetroffen wird, so scheint es doch bei Erwachsenen häufiger zu bestehen. Der knöcherne Abschnitt der 6. Rippe, einseitig oder beiderseits, wird beim Menschen

nur ganz selten durch die Pleuragrenzen berührt (vgl. Tabelle Nr. 40 bis 42). Das kann bei Kindern vorkommen, scheint aber auch häufiger bei Erwachsenen sich zu finden.

Die unter Nr. 34—39 aufgeführten Befunde finden ihres Gleichen bei *Hylobates syndactylus* (juv. ♂), beim *Troglodytes niger* (Hdbg. ♀; vgl. pag. 203), beim *Troglodytes gorilla* (Hdbg. ♂, rechts; vgl. pag. 205).

Die seltenen, unter Nr. 40—42 aufgeführten Zustände finde ich in Übereinstimmung mit denjenigen bei *Semnopithecus leucopr.* und *Hylobates syndactylus* (ad. ♀). Sonst wird Ähnliches bei niederen Affen nicht angetroffen. Die proximale Verschiebung der Pleuragrenzen bis an den Knochentheil der 7. Rippe ist jedoch unter den Anthropoiden beim Chimpanse (Amst. ♂, rechts; vgl. pag. 203), beim Gorilla (Amst. ♀) sowie an den zwei Exemplaren beim Orang erreicht.

Wir gewinnen das Ergebnis, dass das häufig anzutreffende menschliche Verhalten (sub Nr. 21—33 der Tabelle) von niederen Affen innegehalten zu sein pflegt und auch wohl bei Anthropoiden auf der einen oder auf der anderen Körperseite sich erhalten kann, dass andererseits der seltenere, unter Nr. 34—39 der Tabelle aufgeführte menschliche Befund bei niederen Affen sehr spärlich, bei Anthropoiden indessen durchaus nicht selten angetroffen wird, dass schließlich der ganz selten beim Menschen sich einstellende und sub 40—42 aufgeführte Zustand beim Chimpanse und Gorilla hier oder dort in die Erscheinung tritt, beim Orang aber die Regel zu sein scheint.

Anthropoide haben also auch in den letzt besprochenen Punkten der Organisation den Menschen überholt.

In einigen Fällen, welche die Tabelle besonders angibt, bleibt die 12. Rippe des Menschen größtentheils oder gänzlich von der Pleura unberührt. Dieser Ausbildungsgrad, welcher jene Rippen außerhalb des Cavum pleurale erscheinen lässt, liegt bei Individuen verschiedensten Alters vor, einerseits beim 5 Monate alten Mädchen, andererseits beim 55jährigen Manne. Eine so hochgradige proximale Verschiebung der Pleuragrenze, wie die soeben genannte, findet man, so weit bis jetzt bekannt, unter den Anthropoiden nur beim Orang (Fig. 18) wieder. Orang würde also auch in dieser Beziehung anderen Formen den größten Vorsprung abgewonnen haben.

Gegenüber den durch TANJA bekannt gewordenen Variationen der costalen Pleuragrenzen des Menschen verliert die Angabe von

PANSCH (Anatom. Vorlesungen, pag. 139) an Werth, dass die mittleren Theile der »unteren Grenzen« recht unveränderlich seien, und dass der größte beobachtete Unterschied in der Grenzhöhe etwa eine Fingerbreite bemesse. — Der tiefste Stand der costalen menschlichen Pleuragrenzen liegt nach HENKE und PANSCH an der 10., nach LUSCHKA an der 9. Rippe. Die Schrägstellung der letzten Rippen bedingt, dass die Grenzlinien von der 9. oder 10. Rippe an mehr oder weniger horizontal gegen die Wirbelsäule gerichtet sind.

C. Phrenico-mediastinale Pleuragrenzen.

Da, wo das mediastinale Blatt der Pleura auf das Zwerchfell jederseits als Pleura diaphragmatica sich fortsetzt, entsteht die phrenico-mediastinale Grenzlinie. Sie verbindet die distalen Enden der vertebralen und sternalen Pleuragrenzen mit einander und zieht nahezu in dorso-ventraler Richtung.

Beim Menschen ist von den betreffenden Grenzlinien viel Bemerkenswerthes nicht zu melden. Die Linien laufen dorso-ventral und zeigen sich in diesem Verlaufe allein durch die Linkslagerung des Herzens beeinflusst: die linke Grenzlinie weicht ebenfalls nach der linken Seite aus. Bei den Säugethieren sind jene phrenico-mediastinalen Grenzlinien, sowie die mit ihnen im Verbande sich befindlichen mediastinalen Pleurablätter in komplicirterer Anordnung: sie sind bei den Prosimiern genauer untersucht und dargestellt worden (O. c.). Von dem Verhalten bei niederen Säugethieren und Prosimiern leiten sich die Zustände bei den Primaten her; sie stimmen theilweise mit jenen noch überein, unterscheiden sich aber andernteils hochgradig von jenen niederen Einrichtungen.

Da nur wenige Beobachtungen mitgetheilt werden können, so wird wohl mancher Nachtrag über den Gegenstand das Bild vervollständigen müssen.

Nicht alle in Betracht kommenden Punkte erwecken gleiches Interesse. Die bedeutsamsten greife ich heraus.

1. Ligamentum oesophago-vertebrale.

Betrachten wir zunächst das Verhalten der mediastinalen Pleurablätter in dem Verlaufe von der Wirbelsäule aus bis zu den seitlichen Wandungen der Speiseröhre.

Bei niederen Formen liegen beide mediastinale Pleurablätter

oberhalb des Diaphragma dicht neben einander und bilden daher eine Duplikatur, welche ich als Ligam. oesophago-vertebrale bezeichne. Die Duplikatur lässt bei manchen Formen durch seitliches Ausweichen jedes Blattes zur Lunge das Ligamentum pulmonale entstehen. Das ist z. B. bei *Chiromys madagascariensis* der Fall (O. c. pag. 254, Textfigur 7). Es kann aber die Abgangsstelle des Ligamentum pulmonale weiter ventralwärts bis zur Seitenwand des Ösophagus verschoben sein, was ich bei *Nycticebus tardigradus* angetroffen habe (O. c. pag. 254, Textfigur 8). Beide Lungen bleiben in diesen Zuständen zwischen Wirbelsäule und Speiseröhre oberhalb des Zwerchfells allein durch jene pleurale Duplikatur getrennt.

Der Ösophagus nimmt bei Primaten eine mehr dorsal befindliche Lage ein und kommt dadurch unmittelbar vor der Aorta zu liegen, so dass die mediastinalen Pleurablätter von den Seitenflächen der Wirbelkörper direkt zu den Seitenflächen des Ösophagus hinziehen. Eine direkte Berührung beider mediastinaler Pleurablätter, die Ursache zur Bildung eines Ligam. oesophago-vertebrale, bleibt aus. Die Ligamenta pulmonalia nehmen dann ihren Ursprung vom Mediastinum entweder, was aus den Fig. 19 und 20 zu entnehmen ist, in der Mitte zwischen Wirbelsäule und Ösophagus, oder in größerer Annäherung an letzteren, was uns die Textfigur 21 lehrt, oder sie entstehen endlich von den Seitenflächen des Ösophagus selbst, was für Chimpanse (Fig. 23) und Orang (Fig. 24) zutrifft.

Die unmittelbare Lagerung des Ösophagus vor der Aorta, die Ausdehnung der mediastinalen Pleurablätter von der Seitenfläche des einen Organs direkt zu denjenigen des anderen erkennt man auf der Fig. 24.

2. Sinus subpericardiacus. — Lig. oesoph.-pericard.-phrenico-sternale. — Lig. pericard.-phrenico-venosum.

Der ventral vom Ösophagus befindlichen Strecke der phrenico-mediastinalen Pleuragrenzen gilt unsere besondere Aufmerksamkeit. Diese Strecke kommt durch die Verbindung derjenigen Abschnitte der mediastinalen Blätter mit dem Zwerchfelle zu Stande, welche vom Ösophagus aus bis zur Ventralfläche des Thorax verfolgbar sind.

Das Wesen dieser Strecke der Pleuragrenze hängt ganz und gar von dem Entwicklungszustande des medialen, unpaaren Lappens der rechten Lunge, des Lobus impar s. azygos der Autoren, ab.

Dieser schiebt sich im primitiven Verhalten von der rechten Pleurahöhle aus medianwärts zwischen Herz (resp. Pericardium) und Diaphragma ein und verdrängt dadurch die zwischen Ösophagus und ventraler Thoraxwand ausgespannte mediastinale Pleuraduplikatur zur linken Seite, wo sie vom Perikard zum Diaphragma sich ausdehnt (Fig. 19, 20). Fernerhin lässt der genannte mediane Lungenlappen einen Raum zwischen Herz und Diaphragma entstehen, welcher als Sinus subpericardiacus bezeichnet wird und eine supraphrenicale, mediane Nische des rechten Cavum pleurale ist. Der Zustand der Ausbildung des Lobus impar der rechten Lunge bedingt das primitive Entferntbleiben von Herz und Diaphragma. Die Scheidewand zwischen beiden Pleurahöhlen wird durch die zu einer Duplikatur eng zusammengeschlossenen, mediastinalen Pleurablätter gebildet, welche von den Seitenwänden des Ösophagus ausgehen und die distale Wandung des Herzbeutels links erreichen, um von hier aus einerseits zur ventralen Thoraxwand, andererseits zum Diaphragma zu gelangen. Fasst man die Duplikatur als Halteapparat auf, so gebührt ihm nach den Beziehungen zu Nachbarorganen der Name eines Ligam. oesophago-pericard.-phrenico-sternale. Dies Ligament bildet gemeinsam mit dem Ösophagus die linke Wand des Sinus subpericardiacus. Der subperikardiale Lungenraum wird durch die Vena cava ascendens, welche in der Regel ventralwärts und rechts vom Ösophagus sich zwischen Diaphragma und rechtem Atrium ausspannt, wie von einem Pfeiler scharf begrenzt. Die Eingangspforte zum Sinus subpericardiacus wird also rechts zwischen Speiseröhre und Vena cava inferior, zwischen Perikard und Diaphragma sowie zwischen der rechten Lungenwurzel gesucht werden müssen, was aus FR. KEIBEL'S (Anatom. Anzeiger. 1888. pag. 234 und TANJA'S Darstellungen zu entnehmen ist (O. e. pag. 152).

Die untere Hohlvene ist nun, wie das von den Halbaffen beschrieben wurde, ursprünglich durch eine Pleuraduplikatur mit dem Perikard sowie mit der ventralen Thoraxwand verbunden. Diese Duplikatur dürfte, als Haltapparat aufgefasst, ein Lig. pericard.-phrenico-venosum vorstellen. Das Band ist, von der rechten Körperhälfte betrachtet, von dreieckiger Gestalt (O. e. pag. 254. Textfigur 6). Die Seiten der dreieckigen Duplikatur bilden Vena cava inferior, Perikard und Diaphragma. Das Ligament verjüngt sich ventralwärts; die Neigung der Herzspitze in dieser Richtung ist die Ursache hierfür.

Eine gute Vorstellung vom Ligam. pericard.-phrenico-

venosum gewinnt man, wenn man sich denkt, dass die Vena cava inferior von der Ventralfläche des Thorax aus gemeinsam mit einem Überzuge der rechten Pleura sich in dorsaler Richtung verlagert hat. Auf Grund eines solchen postulirten Verschiebungsprocesses muss die rechte Pleura nothwendig als Duplikatur sich allmählich dorsalwärts ausziehen. Durch eine solche dorsale Bewegung wäre die Abscheidung eines Sinus subpericardiacus, wäre die Antheilnahme an dessen Begrenzung durch die Vena cava inferior, sowie durch das Ligament. pericard.-phrenico-venosum verständlich. Der Zusammenhang der Blätter beider Duplikaturen, welche den Sinus subpericardiacus im primitiven Zustande umwanden, tritt an horizontalen Durchschnitten klar zu Tage. Stets hebt sich das rechte Pleurablatt von der sternalen Thoraxwand in der Nähe der Medianlinie ab; es wendet sich dorsalwärts zur rechten Wand der Vena cava inferior und findet die Verbindung proximal mit dem Perikard sowie distal mit dem Diaphragma. Das Pleurablatt umwandet die Vena und zieht von deren linker Wandfläche wiederum ventralwärts zum Sternum hin, wobei es dem anderen Blatte zur Bildung des Ligamentum venosum sich anlagert. Dieses linke Blatt der Duplikatur bildet die rechte Wand des Sinus subpericardiacus. Weiterhin sieht man dieses Pleurablatt von der ventralen Wand des Thorax als rechtes Blatt des Ligam. oesoph.-pericard.-phrenico-sternale dorsalwärts sich fortbegeben. Die seröse Haut des linken Cavum pleurale verhält sich in einfacherer und aus den Abbildungen leicht verständlicher Weise.

Die bei den Primaten sich einstellenden Komplikationen an den phrenico-mediastinalen Pleuragrenzen sind an das rechtsseitige Pleurablatt, an die Lage der Vena cava inferior und an die Rückbildung des Lobus azygos der rechten Lunge geknüpft. Man wird auf diese Weise bei der Behandlung der Pleuragrenzen auf bedeutungsvolle Verlagerungen von mancherlei Brustorganen geführt.

Die Thatfachen, welche ich bei den Primaten habe kennen lernen, sind durch die Textfiguren 19—25 veranschaulicht worden. Es handelt sich stets um Ansichten des Herzens und dessen Nachbarorgane von der distalen, d. i. der Zwerchfellfläche aus. Das Diaphragma wurde vom Perikard entfernt, um an letzterem die Ausdehnung der Verwachsungsfläche mit jenem bildlich darstellen zu können. Die Pleurablätter sind, wie ich denke, in horizontalen Durchschnitten leicht erkennbar.

Unter den aufgenommenen Befunden steht derjenige bei Inuus

nemestrinus am tiefsten, obschon er erheblich von den Zuständen bei den Prosimiern sich entfernt.

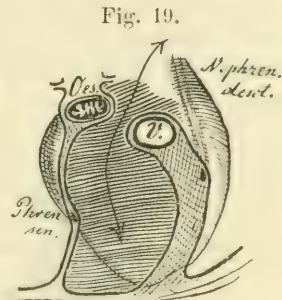
a) *Inuus nemestrinus* ♂ (Fig. 19).

Der Eingang zum Sinus subpericardiacus zwischen Ösophagus und Vena cava inferior ist eng, der Sinus indessen sehr weit ventralwärts übers Perikard hinaus bis zur Thoraxwand ausgedehnt. Das vom Ösophagus ausgehende Doppelblatt (Lig. oesoph.-pericard.-phrenico-sternale) ist sagittal gestellt. Die rechte Lamelle desselben schlägt sich an der Sternalwand um, überkleidet diese eine Strecke weit, um dann von ihr sich wieder zu entfernen. Mit nach links gerichteter Konkavität zieht das Blatt zur Vena cava, umkleidet das Gefäß, um als linkes Blatt des Ligam. pericard.-venosum die ventrale Thoraxwand aufzusuchen.

Während die zwei Blätter des Ligam. oesoph.-pericard.-sternale dicht zusammenschließen, so haben sich die Blätter des Ligam. pericard.-venosum beträchtlich weit von einander entfernt, streckenweise bis auf 7 mm. Diese Trennung besteht von der Vene bis zur Thoraxwand. In der Nähe letzterer gewinnt die Herzspitze Beziehung zum Diaphragma. Es bahnt sich hier eine Vereinigung des Perikards mit dem Zwerchfelle an.

Im Vergleiche dieses Befundes mit den primitiven, von Prosimiern beschriebenen Zuständen fällt der weit ausgebuchtete Sinus subpericardiacus auf, welcher bei Prosimiern auf die Fläche des Perikards beschränkt zu sein pflegt, hier aber bis zur ventralen Thoraxwand sich ausdehnt. Ein anderer Differenzpunkt tritt darin hervor, dass die zwei Blätter des Ligam. pericard.-phrenico-venosum, welche bei Prosimiern fest an einander geschlossen sind, hier aus einander weichen, wodurch die Vereinigung von Perikard und Diaphragma sich hat einleiten können.

Der bei einem *Cercopithecus cynomolgus* aufgenommene Thatbestand schließt direkt sowohl an das Verhalten bei Halbaffen als auch an das bei *Inuus* an.



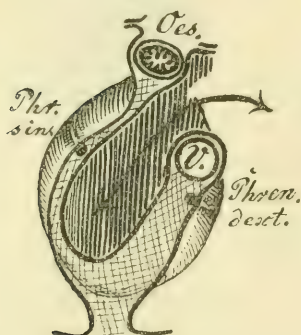
Inuus nemestrinus, ♂. 2/3. Einblick in den Sinus subpericardiacus von der distalen Seite her, nach der Entfernung des Zwerchfelles.

b) *Cercopithecus cynomolgus* (Fig. 20 a und b).

Durch das Beschränktbleiben des Sinus subpericardiacus auf die dorsal-distale Fläche des Perikards ist eine Übereinstimmung mit dem primitiven Verhalten gegeben, worin zugleich die Verschiedenheit zum vorigen Befunde liegt.

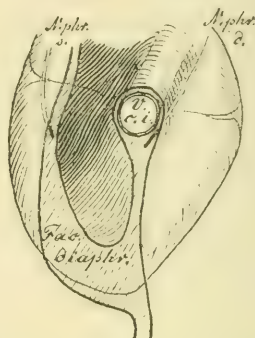
Eine bedeutsame Fortbildung gegenüber dem Prosimierverhalten stellte sich durch das Auseinanderweichen der Blätter des Ligam. pericardico-venosum auf Fig. 20 a ein. Das rechte Blatt dieses Ligamentes eilt zur Thoraxwand, wo es von der Pleura der linken Körperhälfte 0,5 cm entfernt bleibt. Das linke Blatt des Ligam. peric.-venosum bleibt nach dem Verlassen der Vena cava im ventralen Verlaufe etwa 0,5—0,7 cm von seinem rechten Nachbarblatt

Fig. 20 a.



Cercopithecus cynomolgus. $\frac{1}{1}$. Einblick in den Sinus subpericardiacus von der distalen Seite her, nach Entfernung des Zwerchfelles.

Fig. 20 b.



Cercopithecus cynomolgus. $\frac{1}{5}$. In gleicher Darstellung wie beistehende Fig. 20 a.

entfernt. Es schlägt sich bereits am Perikard sowie am Zwerchfelle nach links um und begrenzt fernerhin als rechtes Blatt des Ligam. pericard.-phren.-oesoph. dorsalwärts umbiegend den Sinus subpericardiacus. So ist es zur rechten Wandfläche des Ösophagus und zum rechten Ligam. pulmonale verfolgbar. Die beiden Blätter der zwischen Ösophagus, Perikard und Diaphragma ausgespannten Duplikatur sind minder fest an einander geschlossen als es auf Fig. 19 der Fall ist.

Auf Fig. 20 b ist das Verhalten bei einem älteren Individuum dargestellt. Hier sind in erheblicherer Weise die Pleurablätter des Ligam. oesoph.-phren.-stern. in der Gegend der Herzspitze aus einander gewichen, während diejenigen des Lig. peric.-venosum in ur-

sprünglicher Weise eine weitere Strecke beisammen liegen. Der Sinus subpericard. ist im Verhältnisse zur Fig. 20 a verringert. Individuelle Variationen fehlen in diesen Einrichtungen nicht, wie man aus den Thatsachen entnimmt.

Im Ganzen hat das Auseinanderweichen der Pleurablätter, welche als Duplikaturen den Sinus subpericard. umwandten, zugenommen. Es geschah auf Kosten der für den Lobus azygos bestimmten Bucht. Erschien der Raum bei Inuus ventral von Ösophagus und Vena cava als eine stattliche Ausbuchtung, so ist er hier mehr eine gleichmäßig ventral sich erstreckende breitere Spalte ohne den Besitz von rechts und links bestehenden Buchten. Mit dem Auseinanderweichen der Pleurablätter allseits wurde der Herzspitze ein näherer Anschluss an das Zwerchfell und die ventrale Thoraxwand gewährt (vgl. Fig. 6).

Ein sehr gewaltiger Fortschritt in der Umwandlung des Sinus subpericardiacus und des mit ihm korrespondirenden Lungenlappens, welche Umwandlung einer Rückbildung gleich kommt, ist bei der folgenden Form geschehen.

c) *Hylobates syndactylus*.

Der Sinus subpericardiacus bleibt auf einen zwischen Ösophagus und Vena cava inferior befindlichen kleinen Raum beschränkt. Er büßte seine ventrale Ausdehnung über Perikard und Diaphragma völlig ein. Die zwischen Ösophagus und Vene dennoch deutlich bestehende ventrale Buchtung hält sich an das dorsale Drittel des Herzbeutels. Die Rückbildung des Sinus entstand unter dem dorsalen Rückzuge, welchen das die Bucht direkt umwandende mediale Pleurablatt antrat. Dieses hat, wie die Fig. 21 zeigt, die ursprüngliche Lage an der rechten Wandfläche des Ösophagus und die Eigenschaft als dorsaler Überzug der Vena cava inferior bewahrt. Auch nimmt es vom

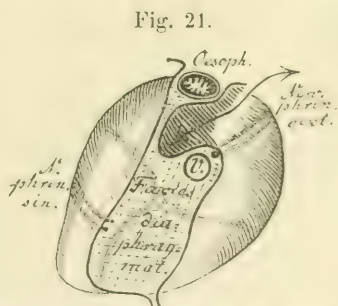


Fig. 21.
Hylobates syndactylus, ♂ juv. 2½. Ansicht der distalen (dorsalen) Fläche des Perikards, nach Entfernung des Diaphragmas.

Ösophagus aus noch in einer Ausdehnung von etwa 1 cm Theil an der Bildung des Ligamentum pericardiacophrenico-oesophageum. Weiter ventralwärts wird es dem letzteren ungetreu und schlingt sich in querrer Richtung zur Vena cava inferior hinüber. Von ihr

zieht es sagittal der Sternalwand des Thorax zu. Hier kommt es, 2 cm von der Herzspitze entfernt, mit der linken mediastinalen Pleura in Berührung. Beide formen zwischen Perikard und Sternum ein Ligamentum pericardio-sternale (vgl. auch Fig. 7). In der Vereinigung der beiden mediastinalen Pleurablätter zu jenem Bande hat sich beim *Hylobates* ebenfalls ein primitiver Zustand erhalten.

Verfolgen wir das linke mediastinale Pleurablatt vom Ösophagus aus ventralwärts, so sehen wir es Anfangs gegen die Herzspitze zu in paralleler Richtung mit dem von der Vena cava ausgehenden rechten Blatte verlaufen. Unweit der Herzspitze und vorderen Thoraxwand biegt es aber rechts um und erreicht das rechte mediastinale Blatt. Am Perikard erkennt man die Befestigung der linken mediastinalen Pleura an Stellen, welche den linken Vorhof und die linke Kammer bedecken.

Zwischen beiden mediastinalen Pleurablättern besteht am Herzbeutel ein nahezu viereckiges Feld, das als *Facies diaphragmatica* auf der Figur bezeichnet wurde, weil es die Ausdehnung der Vereinigung von Perikard und Zwerchfell angiebt. Dieses subperikardiale Feld entspricht fast genau der ursprünglichen Ausdehnung des Sinus subpericardiacus, welcher dem entsprechend auf Kosten der Verbindung des Herzens mit dem Zwerchfelle dorsalwärts verdrängt betrachtet werden darf. Dieser Process hat sich nicht erst bei *Hylobates* eingestellt; er ist hier nur lebhaft vorgeschritten. Der Vorgang war bereits andeutungsweise bei *Inuus*, in weiterem Fortschritte bei *Cercopithecus* erkennbar gewesen.

Das Verhalten bei *Hylobates* gewinnt Interesse dadurch, dass das rechte und linke Grenzblatt der beiden den Sinus subpericard. begrenzenden Pleuraduplikaturen ihre Lagerung bewahren und an etwa gleichen Stellen dem Herzbeutel und dem Zwerchfelle sich verbinden, wie es bei den *Prosimi*ern, bei *Inuus* und *Cercopithecus* der Fall ist. Die Verwachsung von Perikard und Diaphragma erscheint so als die sichtbare Ursache für die Reduktion des Sinus subpericardiacus und für diejenige des Lobus subpericardiacus sive impar der rechten Lunge.

Die Annäherung beider Organe musste notwendig mit einer Veränderung der Achsenstellung des Herzens gepaart gewesen sein, wobei die ursprüngliche senkrechte Haltung in eine mehr horizontale übergang.

Hylobates spielt in den hier berührten wie in so vielen an-

deren Punkten den Vermittler für das Verständniß der Befunde bei den Anthropoiden.

An einem nachträglich untersuchten Herzen von *Hylobates syndactylus* fand ich das auf Fig. 22 wiedergegebene Verhalten. Dasselbe ist von Interesse durch die Ausdehnung des Sinus subpericardiacus. Ich finde ihn in zwei Abschnitte, einen dorsalen und in einen ventralen gesondert. Beide sind von einander durch Falten schärfer abgesetzt, welche von den Pleurablättern ausgehen, die den Sinus umwandten. Der dorsale Sinustheil nimmt den Lobus azygos der rechten Lunge auf, ist dem entsprechend auch hoch und geht in die rechte Pleurahöhle über. Der ventrale Abschnitt indessen, welcher sich in einer Länge von 2 cm gegen die Herzspitze erstreckt, ist durch die Annäherung vom Perikard ans Zwerchfell zu einem engen Spaltraume umgestaltet. In diesen kann der Lobus subpericardiacus schon aus dem Grunde sich nicht hinein erstrecken, weil der Raum nur durch einen feinen Spalt mit dem dorsalen Abschnitte des Sinus zusammenhängt.

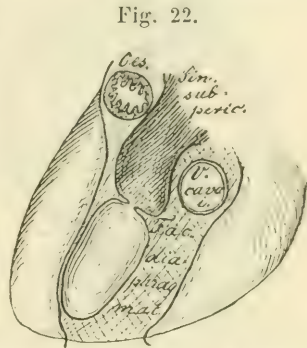


Fig. 22.
Hylobates syndactylus. 13. Der Sinus subpericardiacus ist in einen ventralen und dorsalen Theil geschieden.

Dieser Thatbestand beweist, dass die Rückbildung des Sinus subpericard. zuweilen auch durch Verlöthung von pleuralen Wandungstheilen erfolgen kann, und dies nicht immer durch dorsales Zurückziehen desselben stattfinden muss.

v. BISCHOFF bemerkt, dass das Perikard mit dem Diaphragma bei *Hyl. leuciscus* in nicht bedeutendem Umfange verwachsen sei (Beitr. z. Anat. des Hyl. leuc. Abh. d. II. Kl. d. k. Ak. d. Wiss. X. Bd. pag. 269).

d) Anthropoide Affen.

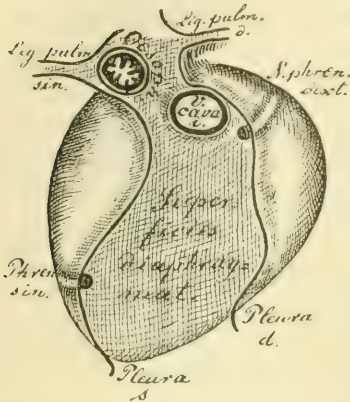
Das indifferenteste Verhalten weist Chimpanse auf. Orang schließt sich an diesen an. Gorilla zeigt den höchsten Grad der Umwandlungen.

a) Chimpanse (Fig. 23).

Der Sinus subpericardiacus ist bis auf eine kleine Bucht zurückgedrängt, welche die nachbarliche Beziehung zur dorsalen Fläche der Vena cava inferior beibehält, vom Ösophagus indessen sich bis

auf 0.6 cm entfernt. Die seröse Wandung der seichten, medianen Ausbuchtung der rechten Pleurahöhle bestreicht die untere Hohlvene, biegt von dieser dorsalwärts um und wird als ventrales Blatt zum rechtsseitigen Lig. pulmonale verfolgbar. Der stark reducierte Lobus azygos erscheint nur noch als ein stumpfer Fortsatz der rechten Lunge, welcher unmittelbar vor dem Lig. pulmonale sich befindet.

Fig. 23.



Troglodytes niger. ♂ Amst. 2/3. Ansicht des Herzbeutels von der distalen Seite nach der Entfernung des Diaphragma.

Der Sinus hat die subperikardiale Lage unter Rückzug in dorsaler Richtung aufgegeben; er hat sein eigentlichstes Wesen eingebüßt. Eine Eingangspforte zum Sinus besteht nicht mehr. Dem Ösophagus ist daher die Möglichkeit einer Annäherung an die Vena cava inf. gewährt. Diese Annäherung ist thatsächlich vollzogen, was auf Fig. 23 im Vergleiche zur Fig. 21 deutlich ausgesprochen ist.

Die als *Superficies diaphragmatica* bezeichnete Fläche des Perikards, an

welcher dieses mit dem Zwerchfelle verwachsen ist, hat im Vergleiche zu derjenigen bei *Hylobates* an Größe zugenommen. Die das perikardiale Feld begrenzenden mediastinalen Pleurablätter erscheinen nach links und rechts, namentlich aber gegen die Herzspitze zu verschoben. Die mediastinalen Blätter divergiren in ventraler Richtung und kommen in der Nähe der Thoraxwandung nicht mehr wie beim *Hylobates* in Berührung, sondern treten selbständig je vom ventralen Perikardrande, wo sie ca. 2,6 cm von einander entfernt sind, zur Thoraxwand. Man vergleiche hierzu die Fig. 9.

Die Verwachsung des Perikards mit dem Diaphragma hat allenthalben an Innigkeit sowie an Ausdehnung zugenommen. Gleichzeitig verband sich die Herzspitze vom Zwerchfelle aus enger mit der Thoraxwand. Diese Verhältnisse dürfen auch hier als die Ursachen für die Reduktion des Sinus subpericardiacus und des Lobus azygos der rechten Lunge angesehen werden.

Nach BROCA sind Lage und Befestigung des Herzens bei Chimpanse ganz wie beim Menschen.

β) *Simia satyrus*.

Der Entwicklungszustand des Sinus subpericardiacus entspricht dem beim Chimpanse. Die mediane Bucht drängt sich etwas mehr dem Ösophagus zu, so dass die primitive Lage zwischen diesem und der Hohlvene wohl schärfer ausgeprägt bleibt als bei der vorigen Form.

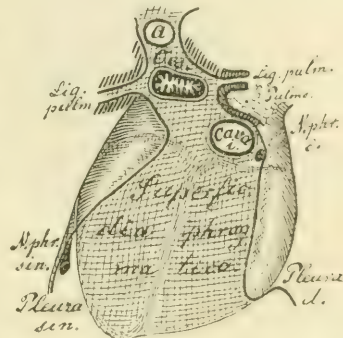
Die Superficies diaphragmatica hat im Vergleiche zu der beim Chimpanse wieder an Flächenraum gewonnen. Die beiden mediastinalen Pleurablätter divergiren vom Ösophagus und von der unteren Hohlvene aus ventralwärts so stark, dass sie dorsal nur 2, ventral aber 4 cm von einander entfernt sind. Die ganze Herzspitze, der größte Theil der ventricularen Theile des Perikards bleiben vom sternalen Überzuge entblößt. Das linke mediastinale Blatt verlässt das Perikard bereits 2,2 cm dorsalwärts von der Herzspitze. Indem die Pleurablätter nach dem Verlassen des Herzbeutels ventralwärts noch weiter divergiren, erreichen sie die Thoraxwand in großer Entfernung von einander. Man vergleiche die Fig. 12.

Beim Orang sowie beim Chimpanse besteht keine einzige Stelle mehr, an welcher die beiden mediastinalen Pleurablätter die ursprüngliche gegenseitige Berührung finden. Überall sind dieselben durch die nahe Berührung des Zwerchfelles mit dem Herzen aus einander gerückt. Somit sind die primitiven pleuralen Duplikaturen, das Ligam. pericard.-phrenico-oesophageum und das Ligam. pericard.-phrenico-venosum unter dem Verschwinden eines Sinus subpericardiacus zu Grunde gegangen. Die phrenico-mediastinalen Pleuragrenzen haben gleichzeitig ihren complicirten Verlauf verloren. In einfachster Weise bestreichen die dorso-ventralwärts ziehenden Grenzlinien Perikard und Diaphragma.

γ) *Troglodytes gorilla*.

Denkt man sich das beim Orang verwirklichte Verhalten innigster Berührung und Verwachsung zwischen Herzbeutel und Zwerchfell

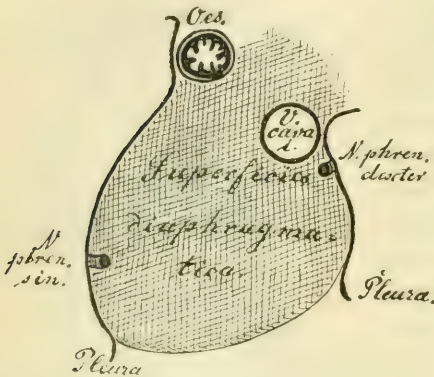
Fig. 24.



Simia satyrus. ♂. 2/3. Distale Ansicht des Herzens nach der Entfernung des Zwerchfelles.

nach allen Richtungen hin weiter entwickelt, so muss ein Zustand sich Geltung verschaffen, wie er beim Gorilla ausgeprägt ist. Die nebenstehende Figur zeigt das Äußerste dessen, was der uns interessirende Process des Verschmelzens beider Organe überhaupt erwarten lässt.

Fig. 25.



Troglodytes gorilla. Amst. ♂. 2/3. Ansicht der distalen Fläche des Perikards, nach Entfernung des Zwerchfelles.

Der Sinus subpericard. ist vollkommen verschwunden. Selbst die beim Orang noch zurückgebliebene Bucht zwischen Vene und Ösophagus ist nicht mehr erkennbar. Das rechte mediastinale Pleurablatt bestreicht die Venenwand nur noch an einer kleinen Strecke; es zieht dorsalwärts zum Lig. pulmonale, ventralwärts längs des rechten Randes des Perikards und an entsprechenden Stellen des Zwerchfelles zur ventralen Thoraxwand.

Das linke mediastinale Pleurablatt bekleidet die linke Fläche des Ösophagus; es biegt sich darauf ventralwärts längs des linken Randes des Perikards und an entsprechenden Stellen des Diaphragmas bis zur Herzspitze. Von dieser wendet sich das Pleurablatt zur Thoraxwand. Die größte Entfernung beider Pleurablätter von einander beträgt in transversaler Richtung etwa 5,4 cm: man findet dieselbe ventral am Perikard. Die geringste transversale Distanz, welche wir dorsalwärts antreffen, ist indessen nur 3,2 cm groß. Die sagittale Ausdehnung der Verwachsungsflächen von Perikard und Diaphragma ist etwas geringer als die transversale; sie beträgt etwa 5 cm. Aus der Fig. 11 lässt sich die Übereinstimmung mit dem ventralen Verhalten der Fig. 25 entnehmen.

Beim Gorilla ist die ganze distale, d. i. die untere Fläche mit dem Diaphragma verwachsen. Da ein Gleiches vom Orang und Chimpanse nicht gilt, so ist die darauf bezügliche Bemerkung bei TANJA (O. c. pag. 152) etwas zu modificiren. Es heißt dort, dass der Sinus subpericard. bei den Anthropoiden gänzlich verschwunden sei, indem die einander zugekehrten Flächen des Herzbeutels und des Zwerchfelles verwachsen seien. Die letzten Reste eines Sinus sind

aber sowohl beim Orang als auch beim Chimpanse noch erhalten. In anderer Weise ist nach den uns vorliegenden Beobachtungen die Bemerkung von PANSCH zurückzuweisen, dass die feste Verwachsung des Herzbeutels mit dem Zwerchfell eine derjenigen Erscheinungen sei, welche den aufrecht gehenden Menschen selbst von den anthropoiden Affen unterscheide (Anatomische Vorlesungen. Berlin 1884. pag. 157). Das Verhalten beim Gorilla ist durch das des Menschen nicht überholt.

Nach BROCA ist der Verwachsungszustand von Herz und Diaphragma beim Gorilla gleich wie beim Menschen. v. BISCHOFF sagt, dass der Herzbeutel in bedeutendem Umfange ans Diaphragma angewachsen sei (O. c. pag. 43). P. EISLER (Gefäß- und periph. Nervensystem des Gorilla. pag. 3) erwähnt die breite Verwachsung beider Organe, bestimmt die transversale Ausdehnung der Verwachsung auf 4,8 cm, die sagittale auf 4,3 cm. Das Verhalten beider Grade zu einander stimmt mit demjenigen unserer Maßangaben ungefähr überein. — DENIKER (Rech. anatom. et embryol. sur les singes anthrop. 1886) fand beim Gorillafötus eine elliptische Verwachsungsfläche zwischen Perikard und Diaphragma, deren transversaler Durchmesser 17, deren dorso-ventraler Durchmesser 13 mm betrug (O. c. pag. 193).

Eine unmittelbare Folge der perikardialen Annäherung an das Diaphragma, welche bei den Primaten sich vollzieht, ist die Veränderung der Lage der ursprünglich gegen die Wirbelsäule gerichteten, dorsalen Wandfläche des Herzbeutels. Diese Fläche senkt sich dorsal allmählich und geht schließlich in eine rein distale über. Dieses Verhalten ist auch beim Menschen fixirt, so dass kurz von einer oberen und einer unteren Fläche des Herzens hat gesprochen werden können (vgl. PANSCH. 1884). Die Änderung der Richtung der Längsachse des Herzens, welche aus einer nahezu senkrechten in eine mehr sagittale Richtung übergeht, ist eine anderweitige Äußerung jener gewaltigen Umwandlungen an den Contenta der Brusthöhle, von denen einige besprochen sind.

Eben so wie bei den Anthropoiden berühren sich auch beim Menschen nirgends mehr die zwischen Perikard und Wirbelsäule befindlichen Theile der mediastinalen Pleurablätter. TANJA hat diese Erscheinung mit der eingetretenen erheblichen Verkürzung des dorso-ventralen Durchmessers im Vergleiche zum transversalen Diameter des Brustkorbes in Zusammenhang gebracht (O. c. pag. 169).

3. Lage der Nervi phrenici in den serösen Duplikaturen.

In der Abhandlung über den Rumpf der Halbaffen erregte die letzte Strecke des thorakalen Verlaufes der Zwergfellnerven unser Interesse. Die Nerven betraten, nachdem sie das Perikard verließen, die den Sinus subpericardiacus jederseits abgrenzenden Pleuraduplikaturen. Der rechte N. phrenicus folgte vom Atrium dextrum aus der unteren Hohlvene (O. c. pag. 254, Textfig. 5 u. 6), zwischen deren rechter Fläche und der Pleura er zu finden war. Distalwärts gewann er zuweilen die Vorderfläche der Vene, und konnte selbst zwischen beide Blätter des Ligam. pericard.-venosum zu liegen kommen (O. c. Textfig. 8).

Der linke Nerv schob sich nach dem Verlassen des Herzbeutels zwischen die Blätter des Ligam. pericard.-phrenic.-venosum ein, wo er entweder näher dem Ösophagus (O. c. Textfig. 8) oder weiter ventralwärts und sogar der Herzspitze genähert (O. c. Textfig. 7) das Diaphragma erreichte.

Eine gleiche Lagerung bewahren sich die Nerven bei den Primaten trotz aller Umformungen in der Nachbarschaft.

Der rechte N. phrenicus wird bei Inuus (Fig. 19) im Verlauf vom Perikard zum Muskel unmittelbar unter dem rechten Blatte des Ligam. pericard.-venosum angetroffen. Der Nerv hat seine Nachbarschaft mit der Vene aufgegeben und erscheint einen Centimeter in ventraler Richtung verschoben. Bei *Cercopithecus cynom.* finde ich den Nerv an einer mit der bei Inuus korrespondirenden Stelle (Fig. 20). Bei *Hylobates* liegt der rechte N. phrenicus zwischen Vena cava und Pleura (Fig. 21). Beim Chimpanse ist der Nerv etwas ventral- und lateralwärts von der Hohlvene unter dem Pleura- blatte anzutreffen (vgl. Fig. 23). An einem dem vorigen entsprechenden Platze liegt der Nerv beim Orang (Fig. 24). Auch beim Gorilla ist keine Lagerungsveränderung eingetreten (Fig. 25). So erlangt auch nach EISLER (l. c. pag. 38) der rechte Nerv rechts von der Vena cava inferior sein Endgebiet, indessen der linke Phrenicus Anfangs weiter zurückliege als der rechte, um dann um die Herzspitze herum verlaufend weiter nach vorn auf das Zwerchfell zuzusteuern.

Der linke N. phrenicus bei Inuus liegt distal vom Herzbeutel etwa in der Mitte der dorso-ventralen Ausdehnung des Ligam. peric.-phren.-oesophageum (Fig. 19). Bei *Cercopith. cynomolgus* ist die Lage eine unveränderte zu nennen (Fig. 20). Bei *Hylobates*

ist der linke Nerv beim Herantreten zum Zwerchfelle der Herzspitze stark, bis auf 1,5 cm, genähert. In zwei Äste gespalten erreicht er sein Endgebiet (Fig. 21). In einer merkwürdig übereinstimmenden Weise befindet sich der Nerv bei allen drei Anthropoiden weit ventralwärts verlagert, bevor er das Diaphragma aufsucht (vgl. Fig. 23, 24, 25). Stets bleibt der Phrenicus dabei vom linken mediastinalen Pleurablatt direkt überlagert.

4. Der zwischen Perikard und Diaphragma sich einschiebende Lappen der rechten Lunge.

Mit dem Sinus subpericardiacus ist die Lappenbildung der rechten Lunge auf das unmittelbarste verknüpft, da der Sinus von einem selbständigen Lappen der genannten Lunge ausgefüllt zu sein pflegt. Dieser Lungenlappen ist in gleicher Weise wie der subperikardiale Hohlraum bei den höheren Formen dem Untergange geweiht. Der freie Lungenlappen, an die Existenz des Sinus subpericardiacus geknüpft, verdient den Namen eines Lobus subpericardiacus, welcher Name mit der auch auf ihn angewendeten Bezeichnung »Lobus infracardiacus« sich decken dürfte (vgl. AEBY, Der Bronchialbaum der Säugethiere und des Menschen. 1880. Die von mir gewählte Bezeichnung giebt das Wesen des Lappens nicht voll wieder, da letzterer nicht immer seiner ganzen Ausdehnung nach eine subperikardiale Lage besitzt. Nur ein medialer Theil des Lappens besitzt stets diese Eigenschaft. Es ist derjenige, welcher bei guter Härtung des Organs ventralwärts durch eine senkrechte für die Vena cava inferior, dorsal durch eine für den Ösophagus bestimmte senkrechte Rinne abgegrenzt ist. Auf die lateral von der Vene und der Speiseröhre befindlichen Lappenabschnitte passt der Name »subperikardial« nicht mehr. Immerhin deutet diese Benennung das Wesen und die Lagerungsbeziehungen des genannten Lungenlappens genauer an als Namen wie: Lobus impar s. azygos, Lobus quartus, deren die Autoren sich hauptsächlich bedienen. OWEN z. B. beschreibt das bei vielen Säugethierabtheilungen zwischen Herz und Zwerchfell liegende Gebilde als Lobus impar (cf. On the anatomy of Vertebrates. Vol. III. Mammals. 1868. pag. 575—582).

Dem Lobus subpericardiacus ist ein Bronchus zugetheilt, welchen AEBY Br. cardiacus nennt und als Nebenbronchus des ersten ventralen Seitenastes erkannt hat (O. c. pag. 7 und 49). Dieser Bronchus cardiacus wurde von AEBY selbst dann noch nachgewiesen, wenn

der freie Herzlappen verschwunden und mit anderen Lungenabschnitten verschmolzen war (Orang, Mensch).

Es ist von Interesse, zu erfahren, wie der subperikardiale Lungenlappen bei den Formen sich verhalte, deren Herzlage wir kennen gelernt haben, und vorzüglich bei denjenigen Formen, bei welchen der Sinus subpericardiacus mehr und mehr zu Grunde geht. Es kommen in letzterer Beziehung vor Allem die Anthropoiden in Betracht.

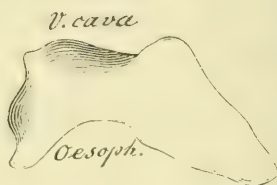
Auf Fig. 26 ist die rechte Lunge von *Cercopithecus cynom.*, von der Basalfläche aus betrachtet, dargestellt. An dem medianwärts

Fig. 26.



Rechte Lunge von *Cercopithecus cynomolgus*. $\frac{1}{4}$.
Von der Basis aus gesehen.

Fig. 27.



Lobus subpericardiacus von *Cynocephalus mormon*. $\frac{1}{4}$. Von der basalen Fläche aus gesehen.

spitz auslaufenden Lobus subpericardiacus, welcher bis zum Lungenhilus frei ist, erkennt man ventral die tiefe Furche für die untere Hohlvene, dorsal die Furche für den Ösophagus. Vene und Speiseröhre grenzen den subpericardial gelegenen Lappentheil vom lateralen Theile ab. Die Höhengröße des Lappens ist nicht unbeträchtlich; sie steht in Correlation zur Höhe des Einganges in den Sinus subpericardiacus.

Ein wesentlicher Unterschied von dem so beschaffenen Lappen besteht bei anderen niedrig stehenden Affen nicht. Wohl treten Unterschiede in der Größe und in der Form des medialen sowie des lateralen Theiles des Lappens auf, was aus der Fig. 27 erhellt, wo der Lobus subpericardiacus eines *Cynocephalus mormon* wiedergegeben ist. Dieser Lappen ist fast ausschließlich auf die subpericardiale Lage angewiesen, indem der lateral von Vena cava und Ösophagus befindliche Abschnitt winzig ist.

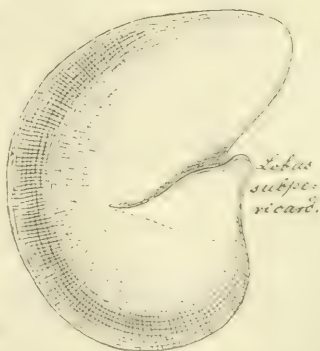
Bei *Hylobates syndactylus* finde ich die Form des Lappens

der rechten Lunge ganz nach Art desjenigen bei *Cercopithecus* gestaltet. Auch hier besteht neben einem medialen subperikardialen Abschnitte ein großer lateraler Theil des vollständig freien Lappens. Letzterer erreicht da, wo er zwischen Ösophagus und Vena cava sich einschiebt, eine Höhe von 1.5 cm. Von dieser größten Höhenausdehnung verjüngt sich der subperikardiale Theil rasch zu einem stumpfen Fortsatz.

OWEN (l. c. pag. 582) giebt an, dass der Lobulus impar bei *Hylobates* ein Fortsatz des unteren rechten Lungenlappens sei. BROCA, welcher die Lage des »Lobus azygos« zwischen rechtem Bronchus, Wirbelsäule, Perikard und Zwerchfell angiebt, findet das betreffende Gebilde bei *Hylobatiden* nur klein. Letztere nähern sich indessen nach Angabe jenes Autors hinsichtlich des Lobus azygos mehr den niederen Affen als den Anthropoiden Bull. de la Soc. d'Anthrop. de Paris. 1869. IV. v. BISCHOFF beobachtete bei *Hylobates leuciscus* einen nicht gar so kleinen, ganz selbständigen Lobus azygos, dessen Spitze gespalten war. Die Lage des Lungenlappens sei nicht zwischen Perikard und Diaphragma zu suchen, da beide, wenn auch nicht in bedeutendem Umfange, verwachsen seien (Beiträge zur Anat. des *Hylobates leuciscus*. Abhandlungen der II. Kl. der k. Akademie der Wiss. X. Bd. III. Abth. pag. 269). DENIKER vergleicht die Gestalt des bei einem Fötus sich darstellenden Lobus azygos mit einer Pyramide; der Lappen glich dem Gebilde, welches SANDFORD von einem *Hylobates syndactylus*, v. BISCHOFF vom *Hylobates leuciscus* beschrieben (Recherches anatom. et embryol. sur les singes anthrop. Poitiers 1886. KOHLBRÜGGE benennt den Lobus azygos den hinteren inneren Lappen, dessen Lage hinter dem Herzen sei. Der Nachbarschaft des Lappens mit dem Ösophagus und der Vena cava inferior geschieht Erwähnung. Das vollständig selbständige, bis zum Hilus abgetrennte Gebilde ist bei *Hylobates agilis*, II. lar und II. syndactylus von übereinstimmender Gestalt (Versuch einer Anatomie des Genus *Hylobates*. Zoologische Ergebnisse einer Reise in Niederländisch Ost-Indien, herausgegeben von Dr. M. WEBER. Bd. II. Heft I. 1891).

Unter den Anthropoiden finde ich den betreffenden Lungenlappen beim Gorilla am besten erhalten. Die subperikardiale Lage ist völlig verloren gegangen. Auf beifolgender Figur erkennt man die Abseheidung des Lappens durch eine Incisur, welche in 2 cm größter Breite dorsal- und aufwärts bis zu der durch Punkte angezeigten Stelle eindringt. Der Einschnitt gestaltet den Lappen zu einem prismatischen. Letzterer stößt mit stumpfer, medialer Spitze gegen das Mediastinum da an, wo in der Nähe der Vena cava inferior eine seichte Buchtung als letzter

Fig. 28.



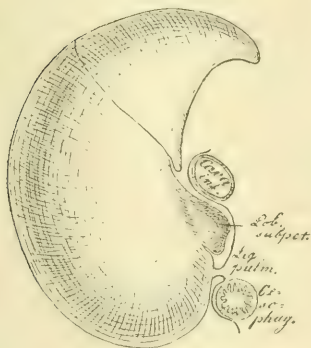
Rechte Lunge von *Troglodytes gorilla*.
13. Ansicht der Basalfläche.

Rest eines Sinus subpericardiacus sich findet (vgl. Fig. 25). Diese Spitze, sowie der freie Lappentheil befinden sich ventralwärts vom Ligam. pulmonale.

v. BISCHOFF beobachtete beim Gorilla einen ganz ansehnlichen Lobus azygos s. impar, welcher sich jedoch nicht zwischen rechtem Bronchus, Wirbelsäule, Herzbeutel und Zwerchfell einschob, da letztere in bedeutendem Umfange verwachsen waren (l. c. pag. 43). DENIKER fand beim Gorillafötus den Lobus azygos s. impar als einen wenig distinkten Theil des Lobus posterior (Lobus inf.), von welchem er durch eine 6—8 mm tiefe Furche abgetrennt war. Letztere ging an der Basis des Lobus inferior von vorn aus. DENIKER giebt von den Befunden auf Fig. 20 pag. 204 eine übersichtliche bildliche Darstellung. Die ventrale Lage der Vena cava inferior zum Lobus impar ist deutlichst erkennbar (l. c. pag. 213). BROCA, HUXLEY, EHLERS, HARTMANN und Andere vermissten den Lappen beim Gorilla.

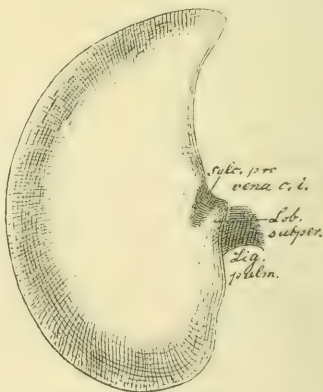
Beim Chimpanse hat der Lobus subpericardiacus sich weiter rückgebildet. Die Fig. 29 lässt ihn unschwer als ein mit dem Lobus inferior verschmolzenes Anhangsgebilde erkennen. Er senkt sich zwischen Hohlvene und Ösophagus in die einem Sinus subpericard. entsprechende Nische ein, trägt an seiner ventralen, vorderen Fläche eine deutliche Furche für die Vena cava inferior; dieser Sulcus pro vena

Fig. 29.



Rechte Lunge von *Troglodytes niger*. $\frac{2}{3}$. Ansicht von der Basis aus.

Fig. 30.



Rechte Lunge von *Simia satyrus*. $\frac{3}{4}$. Ansicht von der Basis aus.

cava stellt zugleich die Grenze gegen die einheitliche Basalfläche der rechten Lunge vor. Der kleine Lobus subpericardiacus zeigt dorsalwärts durch einen Querschnitt noch eine Andeutung vergangener Selbständigkeit. Die unmittelbare Nachbarschaft zur Speiseröhre bußte der Lappen ein. Dies war auch aus der Fig. 23 ersichtlich gewesen.

Über einen Lobus subpericardiacus des Chimpanse bestehen meines Wissens bei den Autoren keine genaueren Angaben. AEBY zählt Trogloodytes zu der kleinen Anzahl von Thieren, bei welchen der Lobus subpericardiacus vollständig fehle (l. c. pag. 49).

Die erheblichste Rückbildung des Lobus subpericardiacus finde ich beim Orang. Als stumpfer, medianwärts vorspringender Fortsatz ist er auf vorstehender Figur erkennbar. Er befindet sich in altgewohnter Weise ventral vom Ligam. pulmonale und trägt an seiner Ventralfläche eine senkrecht gestellte Furche, welche zur Einlagerung der Vena cava inferior (vgl. auch Fig. 24) bestimmt ist und als letzte Andeutung der Trennung von der übrigen Lunge bestehen geblieben ist. Zur Aufnahme des stumpfen subperikardialen Lungenfortsatzes ist jene typisch gelegene Ausbuchtung zwischen Vene, Ösophagus, Diaphragma und Perikard bestimmt, welche auf der Fig. 35 dargestellt ist.

Wohl trifft man bei den Autoren interessante Angaben über die Lappenbildung der Lungen beim Orang an; aber von dem Vorhandensein eines auf einen Lobus subpericardiacus beziehbaren Abschnittes scheint nie etwas wahrgenommen zu sein. Auch AEBY (O. c. pag. 49) vermisste den Lappen vollständig, wenschon er beim Orang wie beim Chimpanse einen Bronchus cardiacus wahrnahm (O. c. pag. 54).

Der Lobus subpericardiacus des Menschen, welcher hier nicht ausführlich behandelt werden soll, ist auf ein noch geringeres Maß reducirt; er bleibt oft in einem stumpfen Fortsatze nachweisbar, welcher vor dem Ligamentum pulmonale sich befindet und in eine ähnliche wie beim Orang beschriebene und abgebildete Nische am Mediastinum sich einsenkt. Nicht gar selten gestaltet der genannte Lappen beim Menschen sich selbständiger und stellt dann eine atavistische Einrichtung vor. Man wird aber nicht eine jede abnorme Lappenbildung der rechten Lunge mit dem morphologisch bedeutsamen Lob. subpericardiacus in Verband bringen dürfen. Nicht minder vorsichtig wird man zu verfahren haben, wenn es sich um Deutungen von Aussackungen an dem rechten Bronchialbaume handelt. Es wird schwer zu entscheiden sein, in wie fern H. CHIARI mit Recht ein mediales Divertikel des rechten Stammbronchus eines 39jährigen Mannes als ein kongenitales bezeichnet, welches Divertikel aller Wahrscheinlichkeit nach vom Bronchus cardiacus sich abgelöst habe, um dann, proximalwärts verschoben, als transponirter Nebenbronchus

in rudimentärer Form sich erhalten zu haben (s. Prager medicin. Wochenschrift 1890. Nr. 46).

Dadurch, dass AEBY (O. c. pag. 53—54) beim Orang, Chimpanse und Menschen einen Bronchus cardiacus als normales Gebilde nachwies, vervollständigte er unsere Kenntnis vom Schicksal des Lobus subpericardiacus bei diesen Formen. Der Lappen gab bei ihnen die Freiheit auf und assimilierte sich dem benachbarten Lungenkörper.

Eben so wie in der Zerklüftung der Lungen in große Lappen innerhalb einer jeden Art menschenähnlicher Affen nicht unbeträchtliche Variationen auftauchen (vgl. HARTMANN: Die menschenähnlichen Affen, Leipzig 1883), so werden derartige Schwankungen auch am rudimentären Lobus subpericardiacus (Lobus azygos s. impar) zu erwarten sein.

Die jedesmalige Ausbildung des Lobus subpericardiacus steht, wie wir gesehen haben, in Wechselbeziehung zur Größe eines Sinus subpericardiacus. Da dieser von der Verwachsung des Perikards mit dem Diaphragma abhängig ist, können wir die allmähliche Rückbildung des Lungenlappens einzig und allein aus dem Verhalten der Nachbarschaft verstehen. Dass die Lunge nicht aus sich heraus Umwandlungen einzugehen vermöge, hat auch AEBY in bestimmter Weise ausgesprochen (O. c. pag. 24).

II. Lagerung des Herzens und einige durch sie bedingte Erscheinungen an ihm.

Durch die Verwachsungsflächen von Herzbeutel und Zwerchfell ist unter den Primaten die Richtung der Längsachse des Herzens gekennzeichnet. Je ausgedehnter die Verwachsung in dorsaler Ausdehnung ist, um so mehr spricht sich die Umänderung der senkrechten in eine mehr horizontal, dorso-ventral verlaufende Längsachse aus.

Aus den Verwachsungsflächen von Herz und Zwerchfell ist fernerhin die Lagerung der Herzspitze zu entnehmen. Die hierauf sich beziehenden Figuren lassen unschwer erkennen, dass die Herzspitze bei den Anthropoiden eine stärkere Neigung nach der linken Körperhälfte eingeht, als dies bei den niederen Affen zutrifft. Die diesbezüglichen Verhältnisse treten in den Projektionsfiguren hervor, welche vom Herzen auf die ventrale Thoraxwand entworfen sind. In ihnen offenbaren sich noch andere Zeichen der Herzlagerung.

Die Textfiguren 3—12 geben Aufschluss über die folgenden Punkte.

1) Ausdehnung des Herzens in distaler Richtung.

Die Ausdehnung des Herzens dem Abdomen zu lässt sich bestimmen 1) durch diejenige Stelle am Sternum, welche durch eine Horizontale getroffen wird, die zugleich die am weitesten distal gelegene Grenzlinie des Herzens berührt. 2) aber durch diejenige Stelle des Brustbeins, hinter welcher der distale Herzkontour thatsächlich sich befindet.

Die am weitesten distal gelegenen Herzabschnitte treffen fast ausschließlich mit der links verlagerten Herzspitze zusammen, während die direkt hinter dem Sternum befindlichen Theile gewöhnlich der rechten Kammer zugehören. Mit der Verlagerung der Herzspitze aus der Medianlinie nach links scheint eine distale Verschiebung sich einzustellen. Das dürfte damit im Verbande stehen, dass der mediane Bezirk der Thoraxhöhle in frontaler Ausdehnung zu Ungunsten des Herzens sich verkürzt, welches dann angewiesen ist, in der linken Thoraxhälfte Platz zu gewinnen.

a) Die distale Ausdehnung in der ventralen Medianlinie fällt unter den untersuchten Formen allein bei *Cynocephalus* (Fig. 3) mit der weitest distalen Ausdehnung des Herzens überhaupt, d. i. mit der Herzspitze zusammen. Sie liegt in der Höhe der Sternalinsertion des 6. Rippenpaares. Eine ganz gleiche Angabe findet sich bei *TANJA* über die Lage der Herzspitze bei der Katze (O. c. pag. 151); indessen *TANJA* beim *Cynocephal. mormon* die Herzspitze »ein wenig links vom Sternum hinter dem 6. Intercostalraume« beobachtet hat (pag. 159).

Die mediane Distalausdehnung des Herzkontour liegt bei beiden Exemplaren von *Inuus* (Fig. 4 und 5) in der Höhe der Sternalinsertion des 8., bei *Cercopithecus* (Fig. 6) und *Hylobates* (Fig. 7) in der Höhe des 6. Rippenpaares.

Unter den Anthropoiden besteht eine ziemlich große Übereinstimmung, neben welcher individuelle Differenzen jedoch ihr Recht behalten. Beim männlichen Chimpanse schneidet der Herzkontour das Sternum links am Distal-, rechts am Proximalrand der 6. Rippeninsertion (Fig. 9). Das Verhalten deckt sich ungefähr mit demjenigen bei *Hylobates* und *Cercopithecus*. Beim weiblichen Chimpanse (Fig. 8) ist die mediane Kontourlinie proximalwärts verschoben, indem sie links zwischen der 6. und 5., rechts am proximalen Rande der 5. Rippe sich befindet. Bei beiden Exemplaren von *Gorilla* liegt die Kontourlinie rechts in der Höhe des Distal-

randes der 6. Rippe. Ein Gleiches ist links beim weiblichen Exemplare (Fig. 11) der Fall; indessen der Sternaltheil der 7. Rippe beim Männchen der Fig. 10 die Grenzmarke bedeutet. Aus einer bei DENIKER (Rech. anatom. et embryol. sur les singes anthropoides 1886) sich findenden Abbildung der Lage des Herzens eines Gorillafötus ersieht man, dass der Herzkontour die Sternalinsertion der 6. Rippe schneidet (O. c. Fig. 11, pag. 83). Beim Orang (Fig. 12) bestreicht der sternale Distalkontour des Herzens links den Distalrand der 6., rechts denjenigen der 5. Rippe.

Man ersieht, dass, falls man mit mir geneigt ist, den Befund bei *Cynocephalus* als einen für die Primaten ursprünglichen zu betrachten, sehr bedeutsame Umformungen bei den Primaten eigentlich nicht stattgefunden haben; denn die Sternalinsertion des 6. Rippenpaares giebt in der Regel die Höhe der distalen Ausdehnung des Herzens hinter dem Brustbeine an. Um zwei Rippen distalwärts von diesem Ausdehnungsgrade verschoben ist der Zustand bei *Inuus*, um eine Rippe distal verschoben ist der linksseitige Befund beim Gorilla (Fig. 10), um eine Rippe proximalwärts vom ursprünglichen Verhalten ist der rechtsseitige Befund beim weiblichen Chimpanse (Fig. 8) und beim Orang erkennbar gewesen.

Das Herz folgt in den distalen Verschiebungen hinter dem medianen Abschnitte der ventralen Thoraxwand also keineswegs den großen Schwankungen, welche in der distalen Ausdehnung der sternalen Pleuragrenzen bei den Primaten uns entgegentreten. Es ist aber immerhin der Process einer proximalen Verschiebung in der Medianebene auch am Herzen mit Erfolg gekrönt; denn eine Verlagerung des distalen Herzkontour bis zur Höhe der 5. Rippe erfolgt nur bei Anthropoiden.

Spielt das Herz in den Umwandlungen der besprochenen Lagerungsverhältnisse mehr eine konservative, so übernimmt es in anderen Fragen eine aktivere Rolle.

b) Die größte Ausdehnung des Herzens in distaler Richtung überhaupt fällt bei *Cynocephalus* mit der zuvor besprochenen Weise zusammen. Bei *Inuus* der Fig. 5 trifft noch beinahe ein Gleiches zu, in so fern der Punkt größten distalen Ausgreifens unmittelbar links vom Sternum sich befindet, etwa in der Höhe der Sternalinsertion des 8. Rippenpaares.

Bei *Cercopithecus* (Fig. 6) schneidet die durch den weitest distal gelegenen Punkt des Herzens gehende Horizontale den Proximalrand der Sternalinsertion des 7. Rippenpaares, das Sternum also

um eine Rippe weiter distal als in der unter a aufgeführten Weise. Der weitest distal befindliche Punkt des Herzens fällt mit der Spitze desselben etwa zusammen. Dieser Zustand trifft auch für das Exemplar von *Inuus* der Fig. 2 zu, bei welchem jedoch die durch die Herzspitze fallende Horizontale das Sternum an der Basis des *Processus ensiformis* schneidet, also zum mindesten auch um ein Segment weiter distalwärts, als die sub a besprochene Kontourlinie es thut.

Auch bei *Hylobates* (Fig. 7) stellt die Herzspitze den am weitest distal vorspringenden Theil dar; sie steht in gleicher Höhe wie die Basis des *Proc. ensiformis*, also um ein Beträchtliches mehr distal als die mediane Kontourlinie des Herzens.

Beim Orang fällt der am weitest distal gelegene Theil des Herzens in die Gegend des linken Sternalrandes, wo seiner bereits oben gedacht worden ist.

Bei beiden Exemplaren von *Troglodytes niger* schneidet die durch die Herzspitze gehende Horizontale den Proximalrand des Sternaltheiles des 7. Rippenpaares. Dies bedeutet für die Fig. 9 nur einen kleinen, für die Fig. 8 indessen einen großen Unterschied zur Höhe der medianen Kontourlinie, welche sub a besprochen ist.

An beiden Exemplaren von *Troglodytes gorilla* schneidet die durch die Herzspitze ziehende Horizontale die Basis des Schwertfortsatzes, und zwar auf der Fig. 10 distal von der Sternalinsertion der rechten 8. Rippe, auf der Fig. 11 in nicht unbeträchtlicher Entfernung von dem 7. Rippenpaare. Der Unterschied dieser Stellen von denen sub a aufgeführten beträgt rechts auf Fig. 10 mehr als die Höhe zweier sternaler Segmentabschnitte. Auch bei DENIKER (O. c. Fig. 11, pag. 83) schneidet die genannte Horizontale die Basis des Schwertfortsatzes.

Bei *Hylobates*, Chimpanse und Gorilla ist mit der Dislokation der Herzspitze nach links auch eine distale Verlagerung derselben eingetreten, welche allerdings sehr verschieden hochgradig entwickelt sein kann. Zu diesem Ergebnisse gelangen wir vor Allem auf Grund der Thatsache, dass die distale Kontourlinie des Herzens in der sternalen Medianlinie ungefähr in derselben Höhe sich befindet, ganz abgesehen davon, ob sie durch die Herzspitze wie bei *Cynocephalus* oder durch den rechten Ventrikel wie bei den übrigen Formen zu Stande kommt. Beim Orang hat sich mit der Spitzen-Dislokation eine distale Verlagerung nicht eingestellt. Daraus ist zu ersehen, dass beide Veränderungen bei den Anthropoiden nicht

nothwendig zusammentreffen müssen, wenn schon es die Regel zu sein scheint.

Die Lagerung der Herzspitze bildet für die Kenntniss der Herzlage überhaupt einen wesentlichen Faktor, da sie bei der Bestimmung der Richtung von der Längsachse des Herzens Bedeutung erhält. In primitiven Zuständen denken wir uns die Längsachse dieses Organs mit derjenigen des Rumpfes ungefähr zusammenfallend. Dieser Zustand ist bei Primaten wohl noch hier und da erhalten geblieben; er dürfte aus der Fig. 3 bei *Cynocephalus* abzulesen sein. Mit dem Verluste dieses ursprünglichen Zustandes weicht die Herzspitze nach der linken Körperseite ab.

Diese Verlagerung kommt in verschiedener Weise zum Ausdrucke; sie steigert sich bis zu den Anthropoiden hin. Dies bleibt ungeachtet der Schwierigkeit, die Herzspitzenlage an Kadavern genau aufzunehmen, deutlich erkennbar, wie die gewonnenen Befunde es bezeugen.

Die Herzspitze befindet sich bei *Cynocephalus* hinter dem Sternum in der Höhe der Insertion des 6. Rippenpaares, nach TANJA ein wenig links vom Sternum hinter dem 6. Intercostalraume:

bei *Cercopith. radiat.* in gleicher Lage wie bei dem letzten Exemplare (TANJA, O. c. pag. 161);

bei *Cercopithecus cynomolgus* (Fig. 6) proximal von der 6. linken Rippe, 1 cm von der Medianlinie entfernt, nach TANJA (O. c. p. 163) hinter der 6. Rippe medial von der Mitte des Knorpels dieser Rippe;

bei *Inuus* entweder hinter der 7. linken Rippe, etwa 1 cm von der Medianlinie entfernt (Fig. 5) oder hinter dem 6. Intercostalraume, 1,2 cm von der Medianlinie entfernt (Fig. 4);

bei *Hylobates* (Fig. 7) hinter dem 4. Intercostalraume. 2.2 cm von der Medianlinie entfernt, am Übergange des Knorpels in den Knochentheil der 4. und der 5. Rippe;

beim Chimpanse entweder im 5. Intercostalraume, etwa 2.5 cm von der Medianlinie entfernt, hinter dem lateralen Drittel des von den Knorpeln gebildeten Spatium intercostale (Fig. 9), oder im 4. Intercostalraume nahe der Knorpel-Knochen-Grenze der 5. linken Rippe (Fig. 8);

beim Gorilla an beiden Exemplaren, und zwar in Übereinstimmung mit dem aus DENIKER's Abbildung sich ergebenden Befunde, hinter der 5. linken Rippe, jedoch mit dem Unterschiede, dass die knorpelige Rippe beim jüngeren Exemplare (Fig. 10) weniger weit lateral als beim älteren Individuum (Fig. 11) durch die Herz-

spitze berührt ist, indem diese bei letzterem Exemplare an der Grenze vom Knorpel und Knochen der Rippe lagert;

beim Orang (Fig. 12) hinter der lateralen Hälfte des proximalen Randes der knorpeligen 5. Rippe.

EISLER fand das Herz des Gorilla mehr lateral-, BISCHOFF mehr medianwärts gelegen als dasjenige des Menschen. Nach DENIKER (O. c. pag. 193) fällt ein Drittel des Herzens beim Gorilla auf die rechte, zwei Drittel auf die linke Körperhälfte. Das trifft mit der Lage der Herzspitze zusammen.

Sieht man ab von allen Fehlerquellen, welche bei der Aufnahme der Befunde gespielt haben mögen, abstrahirt man von individuellen Schwankungen, welche durch die verschiedene Stellung der Rippen, sowie durch die verschiedenen Längenverhältnisse der knorpeligen Rippentheile in erhöhtem Grade sich äußern mögen, so bleibt es doch, wie ich annehmen darf, von Geltung, dass die Herzspitze der Anthropoiden im Vergleiche zu denjenigen von *Cynocephalus*, *Inuus* und *Cercopithecus* erstens eine gewaltige Linksverlagerung erlitten hat, zweitens aber in der proximalen Richtung, und zwar bis in die Höhe des 4. Intercostalraumes sich verschoben hat. Darin liegt aber ein gewaltiger Fortschritt, welcher die Organisation der Anthropoiden auch hier auszeichnet und mit den Einrichtungen beim Menschen enger verknüpft. Dass verhältnismäßig indifferente Zustände (Fig. 9), zwischen den weit vorgeschrittenen aufzutreten vermögen, beweist uns die Entstehung der letzteren aus ersteren.

Wenn schon die Herzspitze auf Grund ihrer Lagebestimmung nach den Rippen und Zwischenrippenräumen in proximaler Richtung nachweislich sich verschiebt, so wird doch ihre distale, oben erwähnte Verlagerung nicht beeinträchtigt, die wir nach derjenigen Stelle am Sternum bemessen, welche die durch die Herzspitze gelegte Horizontale schneidet. Diese Stelle befindet sich ja stets distal von dem medianen Herzkontour. So lag z. B. die im 4. Intercostalraume befindliche Herzspitze von Chimpanse in gleicher Horizontalen, welche die Sternalinsertion des 7. Rippenpaares schneidet, diejenige von *Hylobates* in der Horizontalen, welche die Basis des *Proc. ensiformis* traf.

Selbst eine ansehnliche Verlagerung der Herzspitze nach der linken Körperseite ist nicht notwendig mit einer Deviation der linken sternalen Pleuragrenzlinie gepaart. Zum Belege hierfür mögen die Abbildungen vom *Hylobates* und weiblichen Chimpanse (Fig. 7 und 8) dienen. Dass aber die Linksstellung der Herzspitze und die

der linken sternalen Pleuragrenze bei den Anthropoiden gern sich zu einander gesellen, bezeugen die Fig. 9—12. Man wird behaupten dürfen, dass die Deviation des Herzens derjenigen der pleuralen Grenzlinie vorausseilt, die Möglichkeit für die letztere erst einleitet. Die Linkslage der Herzspitze an sich bedingt, was auch aus den Untersuchungen über die Prosimier hervorging, die Abweichung der linken Pleuragrenze nicht. Diese wird erst durch ein neu hinzukommendes Moment ins Leben gerufen, welches auch die rechte pleurale Sternalgrenze in Mitleidenschaft zu ziehen vermag, sobald es eine hervorragende Geltung sich verschafft. Die Fig. 11 und 12 zeigen, wie hochgradig die laterale Deviation beider Sternalgrenzen zu sein vermag.

Der Hauptfaktor für die Verschiebung der pleuralen Sternallinien ist der gleiche, welcher das Herz allmählich der ventralen Thoraxwand nähert, das Herz mit dem Diaphragma in allmähliche Verwachsung bringt. Die sich mehr und mehr in allen Durchmessern einstellende relative Beschränkung des ursprünglich für das Herz bestimmt gewesenen mediastinalen Raumes im Thorax ist die Ursache für jenen Erscheinungskomplex, welcher zuerst durch die Verlagerung der Herzspitze, dann durch Anlagerung letzterer an die Thoraxwand, sowie durch die hiermit im Connexe befindlichen Deviation der sternalen Pleuragrenzen in die Erscheinung tritt.

Der Zustand, in welchem das Herz nach dem Auseinanderweichen der sternalen Pleuragrenzen direkte Berührung mit der ventralen Thoraxwand gewonnen hat, ist als *Situs superficialis cordis* bezeichnet worden (HAMERNIK). TANJA erklärt diesen Zustand als einen sekundären, welcher aus der primitiven, tiefen Herzlage, dem *Situs profundus cordis* HAMERNIK's, sich herleitet (O. c. pag. 173). Beim Menschen wird die oberflächliche Lage oftmals, und dann schon bei jugendlichen Individuen angetroffen.

2) Die proximale Ausdehnung der Herzkontouren

ist bei *Inuus* durch die Höhe der Sternalinsertion des 3., bei *Cynocephalus* durch die des 2., bei *Cercopithecus* durch die Mitte der Höhe des 2. und 1. Rippenpaares angedeutet.

Bei *Hylobates* dehnt sich das Herz proximal bis über die *Incisura clavicularis* und die 1. Rippe aus (Fig. 7).

Unter den Anthropoiden liegt die proximale Grenze bei Chimpanse (Fig. 8 und 9) und beim männlichen Gorilla (Fig. 10, in

der Höhe der Sternalinsertion des 2. Rippenpaares: sie reicht bis hinter das Manubrium sterni beim Orang (Fig. 12) und beim weiblichen Gorilla (Fig. 11) hinauf. Aus DENIKER's Abbildung ergibt sich die proximale Ausdehnung beim Gorilla bis in den 1. Inter-costalraum.

Die Anthropoiden vergegenwärtigen auch hier das vom Primitiven sich sehr weit entfernende Verhalten (vgl. die Abhandlung über Prosimier, pag. 246). Wohl werden sie von *Hylobates syndactylus* überholt. Man hat dabei zu bedenken, dass *H. syndactylus* selbst am Ende der Reihe des ganzen Genus in Allem sich befindet, was die Umformung der ventralen Thoraxwand angeht. Die starke Längenreduktion der Sternalwand im Verhältnisse zur Dorsalwand ist in dem Aufsätze über Hylobatiden ausführlich besprochen (O. c. pag. 409). Die starke proximale Verlagerung bei *Syndactylus* wird mit der Reduktion der sternalen Thoraxwand in Verband zu bringen sein: sie darf ohne Weiteres nicht für andere Hylobatiden angenommen werden, von welchen wir die Verhältnisse nicht kennen. Allem Anscheine nach nimmt *Syndactylus* eine Sonderstellung ein, welche den Vorsprung in der proximalen Verlagerung des Herzens vor den Anthropoiden erklären dürfte. Die Bedingungen für jene starke proximale Verschiebung können z. B. nicht die Bedingungen für die Deviationen der sternalen Pleuragrenzen sein, da diese bei *Syndactylus* fehlen. Denken wir uns die ersteren mit den Verkürzungen des senkrechten, so denken wir uns letztere mit gleichen Veränderungen des dorso-ventralen Durchmessers des Mediastinalraumes in Übereinstimmung.

Die lateralen Kontourlinien, welche möglichst genau aufgenommen wurden, zeigen so große Verschiedenheiten individueller Art, dass ich aus ihnen morphologisch Bedeutsames nicht ablesen kann. Im späteren Zusammenhalten mit neuen Beobachtungen mögen sie vielleicht Bedeutung gewinnen. Die Erscheinung jedoch, dass der weitaus größte Theil des Herzens auf die linke Körperhälfte fällt, kann schon jetzt als gesichert betrachtet werden.

3 Stellung der Längsachse des Herzens zu derjenigen des Körpers.

Die Bestimmung der Achsenstellung von Herz und Körper zu einander begegnet bei gut konservirten Objekten keinen erheblichen Schwierigkeiten. Wohl kann in Zweifel gezogen werden, ob der je

aufgenommene Befund dem Verhalten während des Lebens genau entspreche. Die Fehler, welche bei der Bestimmung der Herzachse am Kadaver sich nothwendig ergeben, mögen groß sein; sie treten aber zurück bei Beachtung der Verschiedenheiten, welche bei niedrig und hoch stehenden Organismen gefunden werden.

Nach der Entfernung der rechten Thoraxwand liegen Herz und thorakaler Abschnitt der Vena cava inferior frei zu Tage. Nach der Eröffnung des Perikards sind Spitze und Basis, mithin die Längsachse des Herzens bestimmbar. Die untere Hohlvene zieht nahezu parallel mit der Körperachse durch den unteren Thoraxraum. Der durch Hohlvene und Herzachse gebildete Winkel drückt ungefähr die Stellung letzterer zur Körperachse aus und kann für vergleichende Untersuchung herangezogen werden. Dieser Winkel ist an dem aus dem Körper im Zusammenhange herausgenommenen Organe gut konservirter Thiere ebenfalls ohne Mühe zu messen, so dass sich mit ihm gut operiren lässt.

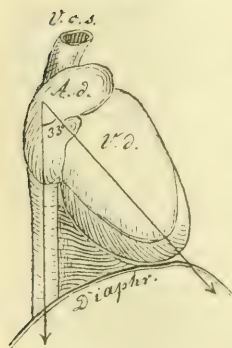
Um die Lagerung des Herzens im Körper noch genauer festzustellen, müsste man eigentlich auch jenen Winkel kennen, unter welchem die Längsachse des Herzens die Medianebene des Körpers schneitte. Dieser Winkel wurde indessen nicht bestimmt; die Größe desselben ist von der Lagerung der Herzspitze abhängig. Es genügt uns, letztere zu kennen.

Es steht nach dem früher Mitgetheilten zu erwarten, dass der Hohlvenen-Herzachsen-Winkel bei niederen Formen spitzer sei als bei den höheren; denn bei diesen muss der Winkel in dem Maße zunehmen als Perikard und Diaphragma in dorsaler Richtung verwachsen, die Basis des Herzens sich gleichzeitig senkt. Die Annahme wird durch die Beobachtungen vollkommen gedeckt.

Die nebenstehenden Textfiguren 31—35 geben die je von der rechten Seite aufgenommenen Ansichten vom Herzen, Diaphragma und von der unteren Hohlvene wieder. Am Herzen sind die rechts zum Vorschein kommenden größeren Abschnitte erkennbar. Der Winkel, welcher durch die Achsen des Herzens und der Hohlvene gebildet wird, ist jedes Mal eingetragen. Unter den

Prosimiern beträgt der Hohlvenen-Herzwinkel bei *Nycticebus tardigradus* etwa 33° , bei *Chiromys madagasc.* ungefähr 40° . Der

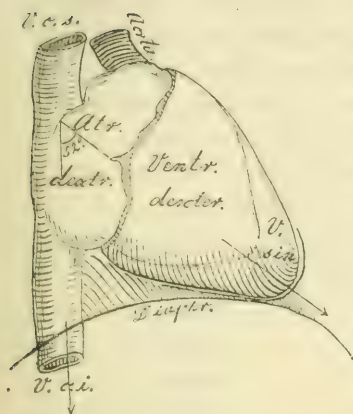
Fig. 31.



Nycticebus tardigradus. $1/1$.

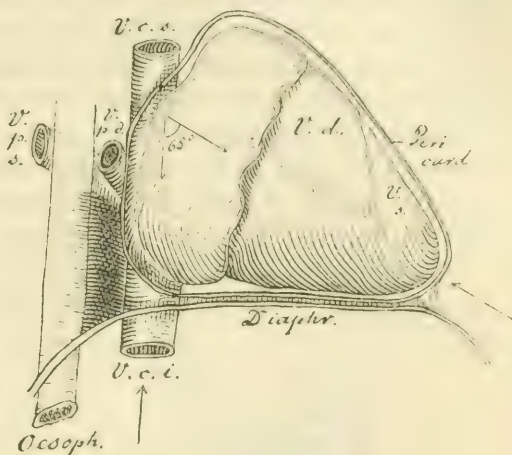
Winkel ist für letzteren aus der Abbildung zu entnehmen, welche auf pag. 254 des Aufsatzes über den Verkürzungsprocess am Rumpfe von Halbaffen sich findet.

Fig. 32.



Cercopithecus cynomolgus. $\frac{4}{5}$.

Fig. 33.



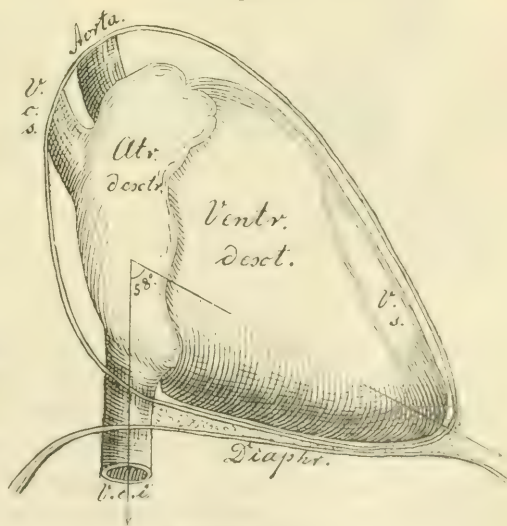
Hylobates syndactylus. $\frac{1}{1}$.

Cercopithecus cynomolgus diente unter den niederen Affen als Objekt. An vier Exemplaren stellte ich den Winkel fest; er betrug bei den einzelnen Individuen 50° , 52° , 53° , 57° . Als Mittelwerth für den Winkel erhalten wir für *Cercopithecus* 53° . Diesem Werthe nähert sich das Verhalten auf Fig. 32.

Bei *Hylobat. syndact.* steigt der Winkel bis auf 65° Grade (Fig. 33).

Das rasche Anwachsen des betreffenden Winkels steht, wie die Figuren erweisen, im Zusammenhange mit der Verminderung des thorakalen Abschnittes der unteren Hohlvene, welcher bei

Fig. 34.

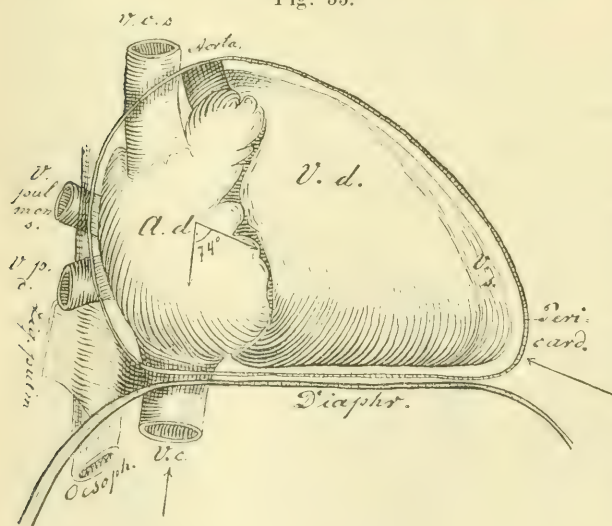


Troglodytes niger. $\frac{1}{1}$.

Hylobates bis auf eine minimale Ausdehnung sich verkleinert hat. Auch v. BISCHOFF hebt hervor, dass die Vena cava inf. bei *Hyl. leucise* nicht sehr lang sei. Dass trotzdem die Herzachse fast parallel der Körperachse sich befinde, müssen wir für einen Widerspruch mit der ersten Angabe halten (vgl. Beitr. z. Anat. d. *Hyl. leuc.* pag. 269). BROCA macht bereits über die Lage und Befestigung des Herzens sehr zutreffende Angaben, indem er die Befunde bei *Hylobates* als Zwischenstadien zwischen denen bei niederen Affen und bei den Anthropoiden kennzeichnet. Er ging auch den Ursachen für die Verschiedenheiten nach und glaubte sie in der Lebensweise und in der Haltung des Rumpfes der verschiedenen Formen suchen zu müssen (cf. Bulletins de la Soc. d'Anthropol. de Paris 1869).

Alle Vertreter der Anthropoiden wurden zur Untersuchung herangezogen. Beim Chimpanse fand ich den gesuchten Winkel

Fig. 35.



Simia satyrus. 1/1.

58 Grade betragend. Die Organe hatten in starkem Alkohol gelegen und schienen ein wenig geschrumpft zu sein, so dass wohl eine leichte Deformation angenommen werden darf, welche die Erklärung für den allzu kleinen Winkel sein kann. Es lässt sich aber kaum vertreten, dass der Winkel selbst

unter ganz normalen Zuständen ein sehr viel stumpferer habe sein können. Auf keinen Fall kann er die Größe des Winkels bei *Hylobates* erreicht haben. Der freie thorakale, zwischen Perikard und Diaphragma liegende Abschnitt der unteren Hohlvene übertrifft an Länge auch denjenigen bei *Hylobates*. Dieser Zustand schließt Chimpanse näher als *Hylobates* an *Cercopithecus* an.

Der gesuchte Winkel bemisst beim Gorilla 67 Grade. Die damit im Zusammenhange stehende, geringe thorakale Ausdehnung

war v. BISCHOFF bekannt Beitr. z. Anat. des Gorilla, Abh. d. math.-phys. Cl. d. k. Ak. d. Wiss. Bd. XIII. pag. 44).

An zwei Exemplaren von *Simia satyrus* traf ich den Winkel von ziemlich gleicher Größe, von 74 und 75 Graden. Das Herz hat sich beim Orang am meisten mit seinen Atrien gesenkt. Orang steht auch in der vorgeführten Beziehung am Ende der Reihe.

Die aufgenommenen Befunde würden sich in der folgenden Weise an einander reihen:

	Größe des Winkels zwischen den Längs- achsen des Herzens und der Vena cava inferior	
<i>Nycticebus tardigradus</i>	33 Grad	
<i>Chiromys madagascariensis</i>	40 -	
<i>Cercopithecus cynomolgus</i>	50 -	} im Mittel 53 Grad
-	52 -	
-	53 -	
-	57 -	
<i>Hylobates syndactylus</i>	65 -	
Anthropoide:		
1) Chimpanse	58 -	
2) Gorilla	67 -	
3) Orang	74 -	} Mittel 74,5°
-	75 -	

Bei den Anthropoiden hat die Umwandlung der ursprünglichen dorsalen Fläche in eine rein untere, distale, sowie die der Anfangs ventral gestellten Herzfläche in eine obere oder proximale sich vollzogen. Die proximale Fläche bewahrt sich eine ventralwärts gerichtete Ausdehnung. Dass ein gleiches Verhältnis beim Menschen vorliegt, ist bekannt. Mit vollem Recht sprechen manche Anatomen daher auch von einer oberen und einer unteren Oberfläche des menschlichen Organs (vgl. PANSCH, Anatom. Vorles. 1884). Es lässt sich mit der natürlichen Lagerung des Herzens im Körper nicht vereinigen, die Flächen als vordere und hintere zu bezeichnen.

Der Neigungswinkel des Herzens zur Vena cava inferior, welcher bei den Primaten allmählich zunimmt, wird eine gleiche Erscheinung voraussichtlich auch in der Entwicklung des Individuums aufweisen. Dass dies für den Menschen zuzutreffen scheint, entnehme ich aus den Untersuchungen G. KRÜGER's, welcher gefunden hat, dass der Neigungswinkel der Herzachse zur Horizontalen bei Erwachsenen

häufig kleiner sei als bei jugendlichen Personen, dass also die Steilheit der Herzlage allmählich abnehme. (Über die Abhängigkeit der Lage des Herzens von seiner Größe. Dissertation. Halle 1890.)

4) Die Form des Herzens.

Nur auf einige Formverhältnisse des Herzens hinzuweisen, welche in Abhängigkeit zur Lagerung des Organs in der Thoraxhöhle sich befinden, ist der Zweck.

Diese Formzustände müssen eine Entwicklung durchlaufen haben, welche mit der Veränderung der Herzlagerung sich decken. Ein differentes Verhalten wird da angetroffen, wo das Perikard in größerer Ausdehnung mit dem Diaphragma verwachsen ist; es wird sich zu unterscheiden haben von einem Indifferenzstadium der Herzform, welches überall sich da finden wird, wo das Herz, vom Zwerchfelle größtentheils entfernt nahezu in die Längsachse des Körpers zu stehen kommt. Eine differente Herzform wird bei denjenigen Organismen sich ausprägen, bei denen der Winkel zwischen den Achsen der unteren Hohlvene und des Herzens an Größe zugenommen hat.

Auffallende Formveränderungen treten an den Kammern zu Tage; sie kommen im Folgenden zur Sprache.

Die an einander geschlossenen Herzkammern sind von mehr ovoider oder von kegelförmiger Gestalt da, wo eine enge Verwachsung des Perikards mit dem Zwerchfelle vermisst wird. Die durch die linke Kammer gebildete, freie und meist abgestumpfte Spitze des Herzens ist zu beiden Ventrikeln derartig regelnäßig gestellt, dass man bei der Betrachtung des Herzens von dessen Spitze aus die letztere etwa in dem Mittelpunkte des ovalen oder kreisförmigen Herzkontours erblickt. Vordere und hintere Ventrikelfläche gehen dann dabei ohne erkennbare Grenze rechts und links unmerklich in einander über.

Diese indifferente Form ist bei höheren Organismen aufgegeben; die Form hat bei Anthropoiden sowie beim Menschen den höchsten Grad der Umgestaltung erfahren. Das Herz erscheint bei ihnen in Gestalt eines abgeplatteten Kegels, indem die ursprüngliche hintere, dorsale Fläche, zu einer distalen oder unteren geworden, durch Anlagerung und inniges Anschmiegen an das Diaphragma die Wölbung völlig verloren hat. Die ursprüngliche vordere, ventrale Fläche der Ventrikel, welche nun zugleich auch kopfwärts gerichtet ist, grenzt sich gegen die *Superficies diaphragmatica* der Ventrikel scharf ab;

sie bewahrt dabei ihre konvexe Gestalt. Die stärkste Krümmung fällt mit dem Sulcus longitudinalis anterior, der Grenze beider Ventrikel zusammen. Die stärkste Abplattung der dem Zwerchfelle zugekehrten Ventrikelfläche findet man an den ältesten Verwachungsstellen des Perikard mit dem Diaphragma, das ist in der Nachbarschaft der Herzspitze. Gegen die Basis der Ventrikel indessen vermindert sich die Abplattung mehr und mehr; Anzeichen des Indifferenzzustandes erhalten sich also gegen die Vorhöfe zu. Die gewölbte proximale vordere Fläche beider Ventrikel ist, wenn man das Herz von der Spitze betrachtet, durch die höchste Wölbung in eine linke und eine rechte Hälfte geschieden. Die erkennbaren drei Flächen treffen in der Herzspitze zusammen. Diese fällt in die Ebene der Superficies diaphragmatica der Ventrikel. Die Herzspitze hat daher bei Anthropoiden eine völlig veränderte Lage, welche direkt aus der Formveränderung des Organs abzuleiten ist.

Für die hier kurz geschilderten Ausgangs- und Endzustände dürften auch Zwischenstadien bestehen. Die Einrichtungen bei Hylobatiden geben Raum zu dieser Vermuthung.

An einigen Beispielen sei das Mitgetheilte erläutert:

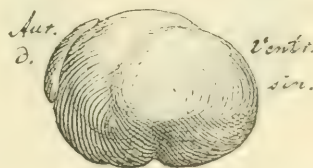
Die Formverhältnisse des Herzens, wie sie bei verschiedenen Thieren von der Herzspitze aus betrachtet sich ergeben, reihe ich der Indifferenz nach in der folgenden Weise an einander an:

a Bei *Nycticebus tardigradus* erscheint der Kontour des Herzens von rundlich-ovaler Form. Die Fig. 36 lässt deutlich die dorsale von der ventralen Fläche, die rechte und die linke Fläche

Fig. 36.



Fig. 37.



Nycticebus tardigradus. $\frac{1}{1}$. Von seiner Spitze aus gesehenes Herz.

Herz von *Cercopithecus cynomolgus*. $\frac{1}{1}$. Von der Spitze aus gesehen.

unterscheiden. Der quere Durchmesser beträgt 1,9. der dorso-ventrale 1,7 cm. Beide verhalten sich zu einander wie 1,12 : 1. Die Herzspitze, dem linken Ventrikel zugehörig, liegt nicht genau im geometrischen Mittelpunkt, sondern ist etwas dorsalwärts und nach rechts verschoben. Von der Herzspitze aus sind die Ventrikel nach allen

Seiten in schön gewölbte Flächen verfolgbare. Die Vertheilung beider Ventrikel ist aus der Abbildung zu ersehen.

b) *Cercopithecus cynomolgus*. Das bei mehreren Individuen untersuchte Herz lehrt Übereinstimmung der in Betracht gezogenen Verhältnisse, welche aus der Fig. 37 sich ergeben.

Das Organ erscheint in seinen Kammerkontouren von quer ovaler Gestalt, jedoch mit dem Unterschied gegen die vorige Form, dass an der ventralen Fläche eine bedeutend stärkere Krümmung als an der dorsalen zu Tage tritt. Auf beiden Seiten, rechts und links, gehen ventraler und dorsaler Kontour unmerklich in einander über. Der transversale Durchmesser beträgt 2,7, der dorso-ventrale 2,1 cm. Das Verhältniß beider zu einander gestaltet sich etwa wie 1,3 : 1. Im Vergleiche zu *Nycticebus* hat der quere Durchmesser also zugenommen.

Die Herzspitze liegt ungefähr im geometrischen Mittelpunkte. Während sie zur ventralen, rechten und linken Ventrikelfläche im kontinuierlichen Übergange sich befindet, erscheint sie gegen die dorsale (distale) Ventrikelfläche in schärferer Abgrenzung durch eine quer verlaufende Leiste, die zugleich die Grenzmarke zwischen der ventralen und der dorsalen, mehr abgeplatteten Kammerfläche darstellt. Die Grenzleiste ist hier bereits in deutlicher Ausbildung und bringt das Herz von

Cercop. cynom. von dem bei *Nycticebus* in sehr hochgradige Differenz. Die Herzspitze fällt aber bei *Cercopithecus* mit der Grenzleiste nicht zusammen, sondern liegt ventral von ihr etwa 0,5 cm entfernt.

c) *Hylobates syndactylus*. Der von der Herzspitze her aufgenommene Kontour der Ventrikel gleicht einem quer-gestellten Oval, an welchem die eine Längsseite stark abgeplattet



Herz von *Hylobates syndactylus*. 1/1. Von seiner Spitze aus gesehen.

und nur am Übergange in die starke konvexe Längsseite gut abgerundet verbleibt. Die von dem Konvexkontour abgegrenzte Fläche ist die ursprünglich vordere, hier kopfwärts gerichtete, während die andere die distale Superficies diaphragmatica begrenzen hilft.

Die Herzspitze ist aus dem geometrischen Mittelpunkte herausgerückt und hat sich in sehr erheblicher Weise der unteren (dorsalen)

Kontourlinie genähert; sie ist 1,9 von der ventralen und nur 0,8 cm von der dorsalen Kontourlinie entfernt.

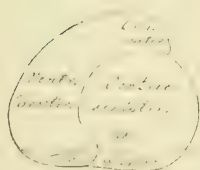
Die dem Diaphragma zugekehrte Fläche ist sehr viel schärfer als bei *Cercopithecus* von der ventralen, proximalen Fläche abgesetzt. Eine scharfe Grenzleiste, in querer Richtung verlaufend und rechts wie links sich allmählich gegen die ventrale Fläche verweisend, scheidet in der Ansicht von der Herzspitze aus eine mächtige große ventrale (proximale) Fläche von einer kleinen distalen ab, welche dem Zwerchfelle zugekehrt ist.

Der größte transversale Durchmesser des Herzens beträgt 3,5, der dorso-ventrale etwa 2,5 cm. Das Verhältnis beider zu einander ist wie 1,4 : 1.

Im Vergleiche des Herzens bei *Hylobates* mit dem bei *Cercopithecus* hat 1) der quere Durchmesser des Organs auf Kosten des dorso-ventralen ein wenig, hat 2) die Herzspitze an Annäherung an die Zwerchfellfläche gewonnen, hat 3, diese letztere eine schärfere Ausprägung durch die Ausbildung einer Grenzleiste erhalten.

d) Anthropoide Affen. Es lagen mir gut erhaltene Organe von allen Anthropoiden vor. In den wichtigsten Merkmalen finde

Fig. 39.



Herz von *Troglodytes niger*. $\frac{1}{4}$. Von der Spitze aus gesehen.

Fig. 40.



Herz von *Simia satyrus*. $\frac{1}{4}$. Von seiner Spitze aus gesehen.

ich Übereinstimmendes. Es genügt, die einschlägigen Punkte an den beigegebenen Fig. 39 und 40 zu erörtern.

Das Herz der Anthropoiden erscheint in den von seiner Spitze aus aufgenommenen Kontouren nahezu dreieckig. Die Basis des Dreiecks bildet die Grenzlinie der dem Diaphragma zugekehrten Ventrikelfläche. Die abgestumpfte Spitze des Dreiecks wird durch den Conus arteriosus der vor dem linken Ventrikel liegenden rechten

Kammer gebildet. Die beiden anderen basalen Winkelecken sind stark abgerundet.

Auf beiden Figuren trennt eine scharfe quer verlaufende Leiste, die der Basis nahezu parallel liegt, eine Fläche ab, welche sehr schmal erscheint, da sie abgeplattet dem Diaphragma auflagert. Die große obere, ursprünglich ventrale Fläche lässt durch den Sulcus longitud. anterior den linken und rechten Ventrikeltheil unterscheiden. Die Herzspitze gehört stets der linken Kammer zu. Sie ist überall der Superficies diaphragmatica unmittelbar genähert derart, dass diese gewissermaßen vorn mit der Herzspitze abschließt. Diese hat den höchsten Grad der Verlagerung aus dem geometrischen Mittelpunkt erreicht. Wir finden die Herzspitze auf Fig. 40 etwa mit der Mitte des transversalen Durchmessers zusammenfallen, auf der Fig. 39 indessen rechts von dessen Mitte gelagert. Während die seitlichen Flächen beim Chimpanse stark abgerundet in die basale, abgeplattete Zwerchfellfläche übergehen, sind diese Flächen beim Orang noch schärfer von einander abgesetzt. Diese Unterschiede jedoch können vielleicht dem individuellen Wechselspiele unterworfen sein.

Nach dem Verhältnisse der Längen des größten transversalen und des größten Höhendurchmessers der Ventrikel rangiren die untersuchten Anthropoiden folgendermaßen:

	Größter transversaler Durchmesser	Größter Höhen- Durchmesser des Ventrikels	Verhältnis beider Durchmesser zu einander
<i>Troglodytes niger</i>	5 cm	4 cm	1,25 : 1
<i>Simia satyrus</i>	4,7 -	3,6 -	1,3 : 1
- -	4,0 -	2,8 -	1,4 : 1
<i>Troglodytes gorilla</i>	3,5 -	2,3 -	1,5 : 1

Im Vergleiche dieser Ergebnisse mit der bei *Cercopithecus* und *Hylobates* sehen wir diesen in Übereinstimmung mit Orang, *Cercopithecus* aber zwischen Chimpanse und Orang Stellung nehmen. Das Herz der Anthropoiden beansprucht also unter den Primaten in Bezug auf das Längenverhältnis der ventrikulären Durchmesser allem Anscheine nach keine Sonderstellung. Die besprochenen Formen unterscheiden sich aber sehr wesentlich von *Nycticebus*, bei welchem das Längenverhältnis sich in der Formel 1,12 : 1 ausdrückt.

Was das Herz der Anthropoiden durch seine Abplattung gegen das Zwerchfell an Größe des ursprünglichen dorso-ventralen Durch-

messers verloren hat, kann es allein durch kompensatorische formative Neugestaltungen wiedergewonnen haben. Letztere liegen, wie ich vermuthe, in der weiteren Ausdehnung des rechten Ventrikels gegen die proximale, vordere Fläche des Herzens. Auf jeden Fall müssen mit der diaphragmatischen Abplattung der Ventrikel neue Formveränderungen an diesen gepaart sein. Dieselben sind indessen nicht so greifbar wie die aufgeführten Wandlungen; sie erfordern ein eingehenderes Studium.

Das menschliche Herz schließt sich sehr eng an das der Anthropoiden an. Das lehren Organe, welche aus gut gehärteten Leichen entnommen sind. Ich wüsste kaum charakteristische Unterschiede anzugeben, welche an den von mir aufgenommenen Abbildungen menschlicher Herzen sich erkennen ließen. So gleicht z. B. ein sehr gut konservirtes Herz eines einjährigen Mädchen dem Organe eines Orangs aufs lebhafteste. Das Verhältnis der Durchmesser zu einander stimmt sogar bei ihnen überein. Die Angaben der oben angeführten Autoren äußern sich über Form und Struktur des Herzens anthropoider Affen in gleichem Sinne (vgl. auch W. VROLIK. Rech. d'Anat. comp. sur le Chimpanzé. 1841).

Über die äußere Form des menschlichen Herzens, so weit dieselbe durch die nachbarlichen Beziehungen zum Zwerchfelle bedingt ist, findet man zutreffende Darstellungen unter Anderen bei HEXKE (Topograph. Anat. des Menschen, Berlin 1884. pag. 338. und »Zur Anatomie des weiblichen Thorax«. Archiv f. Anat. u. Phys. 1883) und bei PANSCH (Anat. Vorl. 1884. pag. 154 u. 157). Letzterer spricht in aller Folgerichtigkeit von einer unteren und einer oberen Fläche des Herzens, von denen erstere die starke Abplattung der ganzen Darstellung nach allein dem Diaphragma verdanken kann.

An der Hand einer Reihe von Querschnittsserien verschiedener Herzformen gewinne ich die Überzeugung, dass Resultate aus ihnen sich erzielen lassen, sobald man den Formveränderungen am Herzen als Consecutiverscheinungen diaphragmatischer Abplattung und anderer Vorgänge systematisch nachzugehen versucht.

Die Umwandlungen im Gebiete der phrenico-mediastinalen Pleuragrenzen standen im innigsten Verbande mit der Dislokation des Herzens zum Zwerchfelle. Der aus den vorgeführten Zuständen abgeleitete Process jener Umwandlungen endigte mit der unmittelbarsten

Annäherung des Perikards an das Diaphragma. Dieses Endstadium setzte eine vor sich gegangene, relative Verminderung der Höhe des mediastinalen Thoraxraumes nothwendig voraus, zumal da das Herz sich gleichzeitig einer Verlagerung in proximaler Richtung unterzog, und die Herzspitze ganz und gar aus der Medianebene des Körpers herausgedrängt wurde.

An dem Zusammenhange jener verschiedenen Erscheinungen kann füglich nicht gut gezweifelt werden. Es lässt sich nun in gleicher Weise plausibel machen, dass die Arten von Verlagerung des Herzens und die Umwandlung an den anderen Grenzlinien der Pleurasäcke in gegenseitigem Verbande sich befinden. Hierfür sprechen vor Allem die gewichtigen Thatfachen, dass die Pleuragrenzen an allen Stellen aus einer distalen Lagerung allmählich in eine mehr proximale übergehen, dass die Höhe der pleuralen Höhlen auf diese Weise bei den Primaten sich relativ mehr und mehr vermindert, während das Herz in der Medianebene seiner proximalen Verschiebung sich unterzieht; dass der Verlust, welchen das Herz in jenem Raume erleidet, durch den Gewinn neuen Platzes in der linken Thoraxhälfte kompensirt wird; denn der größere Theil des Herzens fällt dieser Hälfte bei den höheren Primaten zu. An den Gewinn des Raumes durch das Herz ist die Dislokation der Spitze desselben sowie die Verschiebung der Längsachse nach der ventralen und der linken Seite des Körpers eng geknüpft.

Aus sich heraus können weder die Verlagerung der Pleuragrenzen noch diejenige des Herzens erfolgt sein. Sie dürften indessen gemeinsam unter der Führung desjenigen Gesamtprocesses sich befinden, welche bei den Hylobatiden und Prosimiern als die metamere Verkürzung des Rumpfes eingehender besprochen wurde. Der thor.-lumbale Rumpfabschnitt unterliegt bei den Primaten einer segmentalen Verkürzung: der sich verkürzende thorakale Abschnitt ist die Ursache für die allmählich stattfindende proximale Verschiebung der verschiedenen Pleuragrenzen und des Zwerchfelles, für die relative Verkürzung der Lungensäcke sowie für die Verlagerungen des Herzens im verkürzten Thoraxraume. TANJA wies in zutreffender Weise, wie ich glaube, auf den Einfluss hin, welchen die Verkürzung am Rumpfe auf die Verwachsung von Perikard und Diaphragma bei den höheren Primaten ausübt (O. c. pag. 148).

Das Volumen der Lungen kann wegen der konstant bleibenden Relation zur Größe des Körpers keine wesentlichen Verkleinerungen erfahren. So müssen die Lungen unter der Verkürzung der Thorax-

höhle sich kompensatorisch ausbreiten und so viel Raum wieder gewinnen, als ihnen durch Rückbildung des Sinus subpericardiacus und des Lobus impar sowie anderweitig im Mediantheile des Cavum thoracis abgenommen worden ist. Die Kompensation geschieht durch Zunahme der Seitentheile des Thorax, sowohl in transversaler als auch in dorso-ventraler Richtung.

In der Veränderung der Durchmesser und des Umfanges des Thorax der untersuchten Organismen werden daher in der einen oder der anderen Weise die an Pleuragrenzen und Herzlage wahrgenommenen Umwandlungen zu neuem Ausdrucke gelangen müssen.

Der ganze Komplex von Erscheinungen, unter gemeinsame Gesichtspunkte sich unterordnend, wurde früher für die Halbaffen vorgeführt. Der am Rumpfe thätige Process spielt sich bei ihnen sowie bei Primaten selbständig ab: er führt bei beiden zu ähnlichen Resultaten. Diese Konvergenz von Umwandlungserscheinungen bei Prosimiern und Primaten vollzieht sich nicht allein an den Organen des Thorax, sondern auch an ganz anderen Orten des Rumpfes. Dass die Konvergenz keine vollkommene sei, ist früher schon hervorgehoben (O. c. Einleitung). Bei Prosimiern bleiben primitive Merkmale trotz aller sonstigen Differenzirungen noch bestehen. So finden wir bei ihnen stets einen Sinus subpericardiacus, wodurch die völlige Verwachsung von Perikard und Diaphragma nicht zu Stande kommen kann.

Diese Mittheilungen werden neben manchem Anderen erkennen lassen, dass die Kenntniss über bestimmte Verhältnisse des Brustkorbes der Primaten nothwendig ausgebaut werden muss, um die Vorstellung von der organischen Einheitlichkeit der vielerlei, immer in harmonischem Zusammenhange verbleibenden Vorgänge hervortreten zu lassen und diese mehr und mehr gangbar zu machen.

Untersuchungen über das Sehorgan der Salpen.

Von

Dr. med. E. Göppert,

Assistent am anatomischen Institut der Universität Heidelberg.

(Aus dem zoologischen Institut in Jena.)

Mit Tafel VIII—X und 1 Figur im Text.

Trotz der großen Menge von Arbeiten, welche der Anatomie der Tunicaten gewidmet sind, ist doch unsere Kenntniss derselben in vielen Punkten eine sehr mangelhafte. Unter Anderem ist dies der Fall im Gebiet der Sinnesorgane, und die vorliegende Arbeit ist bestimmt, einen Theil dieser Lücke auszufüllen, indem sie die Augen der Salpen behandelt.

Von vielen Seiten wird gerade den Sehorganen kein besonderes Interesse entgegengebracht, wohl desshalb, weil sie für phylogenetische Spekulationen wenig geeignete Anhaltspunkte bieten. Man findet ja bei weit von einander getrennten Thierformen ähnliche Augenbildungen, während einander nahe stehende Arten recht verschiedene Sehorgane besitzen können. Man findet hochorganisirte Augen bei im System niedrig stehenden und ganz unvollkommene Bildungen bei sonst hochorganisirten Thieren. Kurz, das Sehorgan ist in einem ganz besonders hohen Maße der individuellen Anpassung unterworfen: aber gerade desshalb stellt es eigentlich ein besonders anziehendes Objekt für die Untersuchung vor.

Sehen wir uns nun zunächst in der einschlägigen Litteratur nach dem um, was bis jetzt über die Augen der Salpen bekannt ist, so finden wir nicht allzu zahlreiche Angaben: Anfangs, und zwar von HUXLEY (1)¹ (1851), wurden die Sehorgane der Salpen für Gehör-

¹ Die arabischen Zahlen hinter den Autornamen verweisen auf das Litteraturverzeichnis am Ende der Arbeit.

apparate mit Otolithen angesehen, und noch 1866 glaubte A. AGASSIZ (3) bei *Salpa Cabotti* (Desor.) in ihnen drei Kalkkörper gefunden zu haben. Aber schon 1854 hatte R. LEUCKART (2) in einer genaueren Beschreibung den Augencharakter der pigmentirten Gebilde am Ganglion der Salpen erwiesen. Aus den Untersuchungen dieses Forschers, sowie aus den seitdem erschienenen hierher gehörigen Arbeiten geht zunächst hervor, dass das Salpenauge stets in sehr enger Weise mit dem Ganglion verbunden ist. Nach seiner äußeren Form weist es je nach Species und Generation erhebliche Differenzen auf. Man findet hufeisenförmige Augen (2, 12), und zwar bei allen Solitärformen. Man findet ferner birnförmige und dann dem Ganglion gestielt aufsitzende (*Salpa runcinata-fusiformis*. Cham.-Cuv. prol. greg.) (4) oder mehr kuglige Augen (*S. afriana-maxima*. Forsk. prol. greg.) (4). Öfters ist der Schapparat in zwei (*S. sentigera-confoederata* Cuv.-Forsk. prol. greg.) oder drei Theile zerlegt (*S. democratica mucronata*. Forsk. prol. greg.), deren jeder wahrscheinlich ein besonderes Auge darstellt (6, 12). Dieselben sind dann derart angeordnet, dass jedes von ihnen nach einer besonderen Richtung blickt. Was den feineren Bau anlangt, so ist derselbe ein recht einfacher. Man unterscheidet zunächst eine Cornea, gebildet durch das äußere Körperepithel, welches das Auge überzieht. Ferner beobachtet man eine Pigmentschicht, bestehend aus Zellen, die einen roth- bis schwarzbraunen Farbstoff enthalten. Diese Schicht ist stets ganz oberflächlich, unmittelbar unter der Epidermis gelegen. Die eigentlichen nervösen Endapparate bestehen aus länglichen Elementen, welche der Pigmentlage aufsitzen. Sie werden im Einzelnen verschieden dargestellt: Nach LEUCKART (2) handelt es sich um zahlreiche, dicht stehende, kurze Fasern oder Stäbchen, welche durch Aussehen und Gruppierung an die Stäbchen im Auge höherer Thiere erinnern. F. TODARO (4) beschreibt cylinder- oder stäbchenförmige Zellen: schließlich beobachtete M. USSOW (5, 6) als Nervenendigungen im Auge kolbenartige, durchsichtige Körper, die in der von ihnen gebildeten halbkugligen Masse radiär angeordnet sind. Jedem derselben soll dabei eine Zelle der Cornea entsprechen und das ganze Auge demnach Ähnlichkeit mit dem zusammengesetzten Arthropodenauge haben. Die Verbindung des peripheren Apparates mit dem eigentlichen Ganglion vermittelt nach LEUCKART (2) eine körnige Substanz, die einerseits die Hauptmasse des Auges ausmacht, andererseits ohne Grenzen in das Parenchym des Nervenknötens übergeht. Andere Autoren sprechen von besonderen Schnerven. Bei zwei- oder dreifachen

Augen sollen dann entsprechend zwei oder drei Sehnerven vorhanden sein (6). — Die oben erwähnte enge Verbindung des Sehorgans mit dem Ganglion wird durch die Entwicklungsgeschichte erklärt (7, 9, 10): Nachdem die Anlage des Nervenknötens ihre centrale Höhle verloren hat, also bereits in eine periphere Zellschicht und centrale Fasermasse differenzirt ist, sondert sie sich in zwei über einander gelegene Abschnitte, von denen der dorsale die Augenanlage, der ventrale das eigentliche Ganglion vorstellt. Da die Augenanlage deutlich über das Niveau der Umgebung in den Mantel hineinragt, wird sie von der Epidermis eng, kapselartig umschlossen. Die zelligen Elemente der Augenanlage sind ursprünglich von den jungen Ganglienzellen der Rinde des Centralnervensystems nicht zu unterscheiden. An bestimmten, je nach Art und Generation verschiedenen Stellen speichern dann die periphersten derselben Pigment auf, während die Hauptmasse der Zellen sich daselbst zu lichtempfindlichen Elementen umbildet.

Ich gehe jetzt zu den Resultaten der eigenen Untersuchung über. Mir standen folgende fünf Arten von Salpen, jede in ihren beiden Erscheinungsformen, zu Gebote¹:

- 1) *Salpa africana-maxima* Forsk.
- 2) - *seutigera-confoederata* Cuv.-Forsk.
- 3) - *runcinata-fusiformis* Cham.-Cuv.
- 4) - (*Cyclosalpa*) *pinnata* Forsk.
- 5) - *democratica-mucronata* Forsk.

In erster Linie wollen wir die Sehorgane der Solitärformen besprechen und hier mit der *Salpa africana-maxima* beginnen. Das Centralnervensystem derselben liegt als ein kleines, rundliches Knötchen in der Dorsalwand der Kiemenhöhle, dicht hinter der Flimmergrube. Es ist, von großen Bluträumen umgeben, in den sog. inneren Mantel zwischen dem Epithel des Kiemendarmes und der Epidermis eingebettet. Betrachtet man das Ganglion von der Dorsal-seite, so bemerkt man sofort eine ihm aufgelagerte Pigmentanhäufung von schöner, rothbrauner Farbe und von der Form eines Hufeisens, das sich nach vorn zu öffnet (Taf. VIII Fig. 1). Das Ganglion selbst besitzt etwa die Gestalt einer Birne. Es besteht aus drei über einander gelegenen Theilen, die an Größe dorsalwärts abnehmen.

¹ Leider war es mir nicht möglich, frische Thiere zu untersuchen, was für manche Punkte sehr wünschenswerth gewesen wäre. Mein Material war zum größten Theil von der Zoolog. Station in Neapel geliefert und in vorzüglicher Weise mittels Chrom-Essigsäure oder Chrom-Osmiumsäure konservirt.

Der ventralste größte Theil entsendet die peripheren Nerven, ihm liegen die beiden in die Kiemenhöhle mündenden, häufig als Gehörorgane gedeuteten, drüsenartigen Säcke an (Taf. VIII Fig. 2 G^1). Sein optischer Querschnitt stellt etwa eine Ellipse vor, deren längerer Durchmesser in transversaler Richtung verläuft (Fig. 1 a). Vorn überragt es um ein Erhebliches den ihm dorsal aufgelagerten Abschnitt. Zwischen beide dringt hier eine deutliche Furche ein. Hinten und seitlich ist dagegen ihre Sonderung äußerlich nur wenig scharf ausgeprägt. Der zweite oder mittlere Theil des Ganglions besitzt ein bedeutend geringeres Volum als der ventrale Abschnitt. Sein Umfang nimmt dorsalwärts etwas ab. Seine Vorderfläche besitzt, wie der optische Querschnitt zeigt, eine leichte rinnenförmige Einbiegung (Fig. 1 b). Er ist ausgezeichnet durch den Mangel von Nervenursprüngen und besonders charakterisirt durch eine Eigenthümlichkeit in seinem inneren Bau, die wir kurz berühren müssen. Wir unterscheiden am Ganglion natürlich eine periphere Ganglienzellenschicht und eine centrale Fasermasse oder Punktsubstanz. Die Zellschicht, die sonst überall ziemlich gleiche Mächtigkeit besitzt, erfährt nun an der hinteren Wand des mittleren Theiles eine erhebliche Verstärkung. Dieselbe erstreckt sich auch auf die direkt angrenzenden Theile der Seitenwände. Im Bereich dieser Verdickung liegen die Ganglienzellen nur an der äußeren Peripherie in der gewöhnlichen, ziemlich dichten Anordnung. Mehr gegen das Innere hin nimmt die Fasermasse zwischen ihnen zu, in der dann die Zellen oft in Form kleiner Inseln eingebettet liegen (Fig. 2 G^2). Wir kommen jetzt zu dem dritten und obersten Abschnitt des Ganglions, den ich den Augentheil desselben nennen will, da an ihm der Sehapparat zur Entwicklung kommt. Man unterscheidet an ihm einen mit dem übrigen Centralnervensystem unmittelbar zusammenhängenden Haupttheil und zwei von letzterem aus in symmetrischer Anordnung nach vorn ragende hornartige Vorsprünge (Fig. 1 $G^3 h$). Der Augentheil hat nun an verschiedenen Stellen verschiedene Mächtigkeit. Am stärksten ist er in seinen hinteren und seitlichen Randpartien entwickelt. Von letzteren gehen jederseits die beiden hornartigen Fortsätze aus. Diesen am stärksten entwickelten Theilen lagert dorsal das oben bereits erwähnte hufeisenförmige, pigmentirte Gebilde auf. Nur die äußersten Spitzen der Hufeisenschänkel ragen noch frei über die Hörner des Augentheils hinaus. Von dem unpaaren Theil des Pigmenthufeisens und den hinteren Theilen seiner beiden Schenkel fällt nun die dorsal gerichtete Fläche des Augentheils in amphitheatralischer Weise all-

mählich nach einem Punkte zu ab, der vorn an der Grenze zwischen Augentheil und dem unter ihm gelagerten Theil des Ganglions in der Medianebene gelegen ist. Dabei nähert sich die ganze Form des Augentheils selbst der eines Hufeisens, indem seine Verbindung mit dem mittleren Abschnitt des Ganglions beiderseits am Ursprung der beiden Hörner weiter nach vorn reicht, als es in der Medianebene der Fall ist. Wenn man das pigmentirte Gebilde mit einem Hufeisen vergleicht, so ist dies nicht ganz korrekt. Der hintere Theil desselben hat nämlich annähernd Halbkreisform, während die Enden der Hufeisenschenkel, die den hornartigen Vorsprüngen des Augentheils angehören, etwas nach innen zu eingeknickt sind (Fig. 1). Gleichzeitig beschreibt jeder der Hufeisenschenkel einen flachen, mit der Konvexität dorsalwärts gerichteten Bogen, so dass seine Spitze etwas tiefer zu liegen kommt als der hintere unpaare Theil des Hufeisens. Untersucht man nun das Verhalten des pigmentirten Theils genauer, so unterscheidet man an ihm bald einen äußeren, eine Hohlrinne bildenden Pigmentbelag und eine das Innere der letzteren einnehmende Masse von polyedrisch gegen einander abgeplatteten, farbstofffreien Zellen (Fig. 1). Die Pigmentrinne öffnet sich in ihren verschiedenen Theilen nach verschiedenen Richtungen. Im hinteren unpaaren Theil des Hufeisens sieht sie nach vorn und oben. An den Hufeisenschenkeln öffnet sie sich zunächst nach oben und der gegenüberliegenden Seite. Je weiter man nach vorn geht, desto mehr überwiegt die erstere Richtung, bis schließlich an den Enden der Hufeisenschenkel die Rinne wesentlich nach oben und nur noch wenig nach der gegenüberliegenden Seite zu offen steht. Hier zeigt die Rinne eine fast löffelartige Verbreiterung. Die Verbindung der Rinne mit dem Ganglion findet an ihrem ventralen Rande statt. Nach innen zu von den Spitzen der Hufeisenschenkel werden bei Betrachtung des Ganzen von der Dorsalseite her noch andere, den Hörnern des Augentheils angehörige Theile sichtbar, die mit denselben polyedrischen Zellen belegt sind, welche den Binnenraum der Pigmentrinne ausfüllen (Fig. 1 *G³ h*).

Nachdem wir uns über den Augentheil des Ganglions, so weit es an Totopräparaten möglich war, orientirt haben, gehen wir nunmehr zur Untersuchung desselben an Schnitten über. Wir finden auch hier eine centrale Fasermasse und einen äußeren Ganglienzellenbelag und erkennen bald, dass das pigmentirte Hufeisen eben nur einen Theil der zelligen Rindenschicht vorstellt. Auf Sagittalschnitten durch den hinteren unpaaren Theil des Hufeisens oder

Querschnitten durch dessen Schenkel erscheint die Masse der großen polyedrischen Zellen als eine knopfartig vorspringende Verdickung der peripheren Zellenlage des Augentheils (Fig. 2—5 *B*). Die von der Pigmentrinne eingeschlossenen Elemente, denen wir zunächst unsere Aufmerksamkeit zuwenden, stellen große, polyedrisch gegen einander abgeplattete Elemente vor, die in ihrer Form und ihrem ganzen Habitus eine gewisse Ähnlichkeit mit Pflanzenzellen aufweisen (Taf. VIII Fig. 6). Die Zellmembranen sind vielfach in einer bei thierischen Zellen ungewöhnlichen Weise verdickt (*w*). Die Verdickung findet sich namentlich in der Nähe der Kanten und Ecken, an denen mehrere Zellen zusammenstoßen, und betrifft die verschiedenen Wände in ganz verschiedener Stärke. An manchen Stellen fehlt sie auch ganz, so dass die Zellen nur durch ganz dünne Membranen gegen einander begrenzt werden. Der Antheil jeder von zwei Zellen am Aufbau der zwischen ihnen gelegenen Membran ist nicht festzustellen; die von beiden Seiten gelieferten Schichten sind ganz mit einander verschmolzen. Auf Schnitten erscheinen nun oft die Zellwände aus fast perlsmurartig an einander gereihten Punkten oder kurzen Stäbchen zusammengesetzt, eine Erscheinung, die das Bestehen von Kommunikationen zwischen den Zellen vortäuschen kann. Fast stets kann man sich jedoch davon überzeugen, dass es sich um undurchbrochene Zellwände handelt, an welchen aber das Dickenwachsthum an vielen circumscribten, von einander getrennten Stellen unterblieben ist. Das ganze Verhalten kann man wohl mit den Tüpfelbildungen pflanzlicher Zellwände vergleichen und seine Bedeutung dem entsprechend darin suchen, dass es ein unbehindertes Fortbestehen des Stoffaustausches zwischen den Zellen ermöglicht, der bei ganz gleichmäßiger Dickenzunahme der Zellmembran gelitten haben würde. Ferner trifft man vielfach, namentlich in den besonders verdickten Knotenpunkten des von den Zellwänden gebildeten Wabenwerkes kleine Hohlräume an, während an anderen Stellen im Inneren der Zellmembran verlaufende kurze, enge Kanäle zu finden sind. Im Inneren der Zellen findet man nun zunächst einen kuglichen Kern mit deutlichem Chromatingerüst und mehreren größeren, darin eingelagerten Chromatinkörnern *u*. Außerdem befindet sich aber noch in jeder Zelle ein scharf gegen das umgebende Protoplasma abgegrenzter, annähernd kugel- oder auch linsenförmiger Körper (*p*), der stets etwas kleiner ist als der Zellkern. In seinem Inneren sind besondere Strukturen nicht wahrzunehmen. Der Körper nimmt Farbstoffe stärker auf als das Protoplasma und zeichnet sich durch sein

starkes Lichtbrechungsvermögen aus. In den beiden letzteren Eigenschaften ähnelt er sehr der Substanz der verdickten Zellwände. Er liegt stets dicht neben dem Zellkern und fast ausnahmslos annähernd im Mittelpunkt der Zelle. Das Protoplasma selbst zeigt Körnchen in reichlicher Menge eingebettet. Regelmäßig umgibt eine größere Masse desselben den Zellkern und den demselben anliegenden Körper, und meist liegt diese ganze Masse einem Abschnitt der Zellwand breit an, während von ihr nach den übrigen Theilen der Zellwand hin feinere oder gröbere Züge von Protoplasma hustrahlen, zwischen denen sich, wohl mit einer Flüssigkeit gefüllte Räume oder Vacuolen befinden. Die Protoplasmazüge treffen an der Zellwand oft auf einen dünnen Wandbelag von Protoplasma. Oft ist ein solcher aber, wohl nur in Folge seiner großen Zartheit nicht nachweisbar¹.

Das Pigment, zu dessen Untersuchung wir jetzt übergehen, liegt eingebettet in Zellen in Form von kleinen, braunen, dicht gedrängt liegenden Körnchen, die, wenigstens bei älteren Exemplaren die ganzen Zellen erfüllen. Nur auf dünnen Schnitten wird der Zellkern sichtbar. Untersucht man Querschnitte durch die vordersten Theile der Hufeisenschenkel, die, wie oben erwähnt, ganz frei ohne eine Unterlage hervorragen, so erscheint die Pigmentschicht als einschichtiges, kubisches Epithel, das die Masse der polyedrischen Zellen bekleidet und sie nur nach einer Richtung hin frei lässt. Die Höhe der Pigmentzellen ist keine ganz gleichmäßige. Die äußere Oberfläche der Schicht erhält damit ein höckriges Aussehen. Hervorzuheben ist, dass die Kerne der Pigmentzellen fast ausnahmslos in den peripheren Hälften der Zellen liegen. Untersucht man nun Querschnitte durch die weiter nach hinten gelegenen Theile des Hufeisens, so fällt bald die Richtung der Pigmentzellen auf. Dieselben sind nämlich nicht etwa alle wenigstens annähernd nach einem Punkt im Inneren der Masse, die sie umgeben, angeordnet, wie man es wohl von kubischen oder cylindrischen Epithelzellen, die auf einer gewölbten Fläche liegen, erwarten sollte, sondern stehen ungefähr parallel zu einander und sind gleichzeitig im Großen und Ganzen auf die Öffnung der von ihnen zusammengesetzten Rinne zu gerichtet. Diejenigen Zellen der ventralen Wand der Pigmentrinne, welche noch nicht zwischen den polyedrischen Zellen und der Fasermasse liegen, sind dabei zu dünnen

¹ Da die Untersuchung nur an konservirtem Material erfolgte, ist die Möglichkeit, dass die geschilderte Anordnung des Protoplasma ein Kunstprodukt vorstellt, nicht sicher auszuschließen.

Plättchen, selbst fadenförmigen Elementen umgewandelt, die sich gegenseitig dachziegelartig decken. Im Übrigen finden sich kubische oder niedrig cylinderförmige Zellen. Im ganzen hinteren Theil des Hufeisens sind nun diesem einschichtigen Pigmentepithel noch ganz platte, bandartige Pigmentzellen in mehrfacher Schicht aufgelagert, die, sich gleichfalls dachziegelartig überlagernd, z. Th. bis an den dorsalen Rand der Pigmentrinne reichen und hier, oft unter feinen Verästelungen, enden. Es scheint wahrscheinlich, dass denselben amöboide Beweglichkeit zukommt. Im Großen und Ganzen zeigt die Pigmentschicht am Grunde der Rinne die größte Stärke. Nicht überall stellt dieselbe eine kontinuierliche Lage vor. Dort, wo sie sich zwischen die Masse der polyedrischen Zellen und den übrigen Augentheil einschiebt, zeigt sie eine Menge von Durchbrechungen. Hier treten zwischen den Pigmentzellen aus der Fasermasse des Augentheils stammende Nervenfibrillen hindurch und in das Innere der Pigmentrinne hinein (Taf. VIII Fig. 2. 3. 4). Die den Lücken nächst benachbarten polyedrischen Zellen besitzen nun eine mehr längliche, kolbige Gestalt und ziehen sich an dem einen dünnen Ende in einen feinen Fortsatz aus, der zwischen den Nervenfibrillen verschwindet. Es besteht also kein Zweifel, dass diese Zellen mit Nervenfasern in Verbindung stehen. Wie verhalten sich nun die übrigen polyedrischen Zellen? Untersucht man die oben beschriebenen Lückenräume im Inneren der Zellmembranen, so bemerkt man oft in ihrer Mitte einen dunklen Punkt. Stellen sich die Lücken als längliche Spalten dar, so sieht man nicht selten in ihrem Inneren einen feinen Strich verlaufen. Ich glaube nun, diese Befunde so deuten zu müssen, dass im Inneren der Lücken zwischen den Zellen Nervenfibrillen verlaufen, die, wenn im Schnitt quer getroffen als Punkte, wenn längs getroffen als Striche erscheinen müssen, und dass danach voraussichtlich jede, der im Inneren der Pigmentrinne liegenden, polyedrischen Zellen eine Nervenfaser empfängt, die oft erst auf längerem Wege zwischen den Zellen hindurch zu ihrem Ziele gelangt. Ich habe jetzt der Schilderung des Hufeisens noch hinzuzufügen, dass der Innenfläche des Pigmentbelages vielfach kleinere Zellen anliegen, die aber in der Form, Größe und sonstigem Verhalten ihrer Kerne mit den großen polyedrischen Zellen übereinstimmen. Schließlich ist noch zu erwähnen, dass die pigmentfreie Oberfläche des Hufeisens mit einem endothelialen Belage abgeplatteter Zellen versehen ist.

Alles in Allem wird es nicht zweifelhaft sein, dass der hufeisenförmige pigmentirte Körper ein Sehorgan vorstellt, in welchem

die polyedrischen Zellen die Retina zusammensetzen. Es handelt sich jetzt noch um die Deutung der im Inneren der Retinazellen gefundenen Körper. Hier hilft uns eine Beobachtung von E. RAY LANKESTER und A. G. BOURNE¹. Dieselben fanden in den Augen von *Euscorpius Italicus* in den Schzellen je einen kugeligen, stark lichtbrechenden Körper, dessen Substanz große Ähnlichkeit mit der der außerdem noch vorhandenen, cuticularen Stäbchen besaß. Es ist nun wohl anzunehmen, dass diese, »Phäosphären« genannten Gebilde auch stäbchenartige Funktion haben, zumal ja auch sonst, nämlich bei *Epeira diadema*², im Zellinneren gelegene Stäbchen bekannt sind. Danach glaube ich, in den im vorliegenden Fall beobachteten Körpern den Phäosphären der Skorpione analoge Bildungen zu finden, und glaube ihnen in Übereinstimmung damit auch die Bedeutung von Stäbchen zusprechen zu müssen.

Untersuchen wir jetzt die übrigen Theile der Rindenschicht des Augentheils, so finden wir noch an mehreren anderen Stellen Zellen, welche im Wesentlichen mit den eben beschriebenen Elementen übereinstimmen, auch Phäosphären enthalten und sich nur dadurch von ihnen unterscheiden, dass ihre Zellmembranen etwas weniger stark verdickt sind. Alle derartigen Zellen werden natürlich als lichtempfindlich gelten müssen. Oben haben wir bereits solche Elemente in den beiden vom Augentheil nach vorn ragenden Vorsprüngen liegen sehen (Fig. 1 *G*^{3/4}). Letztere werden nun in ihren hinteren Theilen nur an ihrer medianwärts gerichteten Oberfläche von Schzellen bekleidet, während vorn an der Spitze ihre gesammte Rindenschicht von einer dicken Lage von lichtempfindlichen Elementen gebildet wird (Taf. IX. Fig. 5 *r*²). Zwischen dieser und der dem Hufeisenaugen angehörigen Schzellenmasse besteht sogar ein unmittelbarer Zusammenhang über den ventralen Rand der Pigmentrinne hinweg. Auch an der lateralen Außenwand des Augentheils, in der Gegend der Wurzeln der beiden Hörner und in den sich daran nach hinten zu anschließenden Partien, wird jederseits ein Theil der Rindenschicht von den polyedrischen Zellen gebildet (Taf. VIII Fig. 4 *r*⁴). Dieselben setzen hier jederseits einen, dicht unter der Pigmentrinne verlaufenden, nach außen deutlich vorspringenden Strang zusammen.

¹ E. RAY LANKESTER and A. G. BOURNE, The minute structure of the lateral and the central eyes of *Scorpio* and of *Limulus*. Quarterly Journ. of microscop. Science. Vol. XXIII. 1883.

² H. GRENACHER, Untersuchungen über das Sehorgan der Arthropoden. Göttingen 1879.

Schließlich findet sich eine, wie es scheint, aber nicht ganz konstante Gruppe von Sehzellen an der Hinterfläche des Augentheils. Sonst wird die Rinde desselben theils von großen Ganglienzellen gebildet, deren Kerne etwa doppelt so groß sind, wie die der Sehzellen, theils von ganz kleinen Ganglienzellen, wie sie oben schon erwähnt wurden. Die erstere Art bildet die ganze nach hinten und seitlich schende Rindenschicht, vorn jederseits bis zum Beginn der lateralen Sehzellengruppe, während an allen übrigen Stellen sich die kleinen Zellen vorfinden (Taf. VIII Fig. 2, 3, 4). Um jetzt die Beschreibung des Augentheils zu vollenden, habe ich noch ein Paar Worte über die Verbindung desselben mit dem mittleren Abschnitt des Ganglions zu sagen. Natürlich hängen die Rindenschichten beider Theile unmittelbar mit einander zusammen. Die Kommunikation zwischen den beiderseitigen centralen Fasermassen ist aber nur an drei von einander getrennten Stellen eine unmittelbare, nämlich an einer hinteren unpaaren (Taf. VIII Fig. 3 a) und zwei vorderen, paarig angeordneten (Taf. VIII Fig. 4 a). Getrennt werden diese Stellen von einander durch eine Lage kleiner Ganglienzellen, die hinten zu beiden Seiten, vorn in der Medianebene mit der Rindenschicht zusammenhängt. Zwischen den Zellen ist ein reichliches Netzwerk von feinen Nervenfasern ausgebildet, das ventral mit der Centrifasermasse des mittleren Theils, dorsal mit der des Augentheils des Ganglions in Zusammenhang steht. Innerhalb dieses Gewebes fallen besonders Fasern auf, die in der Richtung von vorn nach hinten verlaufen. Dasselbe scheidet nun nicht nur die beiden vorderen Kommunikationsstellen zwischen den Fasermassen der beiden obersten Abschnitte des Nervenknötens, sondern trennt auch vorn im Inneren des Augentheils für jeden Schenkel des Hufeisenauges ein besonderes Gebiet von Fasersubstanz ab, indem es sich hier bis zur Rindenschicht der Dorsalfläche des Augentheils emporerstreckt (Taf. VIII Fig. 4).

Wir haben bisher das speciellere Verhalten des Ganglions zu seiner Umgebung ganz unberücksichtigt gelassen und müssen nun noch hierauf eingehen. Das Ganglion hat mit seinen obersten Abschnitten die Epidermis gewissermaßen in den Mantel hineingestülpt, ohne dass dieselbe sich dadurch dem Relief der Dorsalfläche des Ganglions ganz angeschmiegt hätte. Sie liegt vielmehr nur dem ganzen, nach oben und außen gerichteten Theil der Oberfläche der Pigmentrinne unmittelbar an, stützt sich gewissermaßen auf sie und überspannt einerseits von hier aus die Vertiefung im Inneren des Huf-

eisens in schildartiger Wölbung. andererseits senkt sie sich nach der Peripherie zu in eine das Ganglion ringförmig umgebende Fureche hinab, um sich jenseits derselben wieder in Form einer ringförmigen Falte zu erheben, deren äußeres Blatt schließlich in die Epidermis der Umgebung übergeht (Taf. VIII Fig. 2—4, Taf. IX Fig. 5 *G* und *I'*). Zwischen Cornea einerseits, dem Hufeisenaugen und dem übrigen Augenthail andererseits befindet sich also ein Hohlraum, in welchen die pigmentfreie Fläche des Hufeisenauges hineinsieht, und den ich desshalb als Augenkammer (*A*) bezeichne. Wir bemerken in ihrem Inneren bald eine Menge von Blutzellen und finden sie ausgekleidet von denselben platten Epithelzellen, die auch sonst die Bluträume des Salpenkörpers begrenzen. Die Augenkammer stellt also einen Blutsinus vor. Hinten und seitlich ist dieser Sinus durch die unmittelbare Berührung zwischen Pigmentschicht und Epidermis abgeschlossen, an der Vorderseite des Ganglions aber communicirt er mit den Gefäßen der Umgebung. Von den übrigen Bluträumen, die das Centralnervensystem umgeben, will ich nur noch einen erwähnen, der für die Ernährung des Augenthails von Bedeutung ist. Die ganze Außenseite desselben, vorn bis an die Spitzen seiner Hörner, wird nämlich von einem zwischen ihm und der sich zur Ringfureche hinabsenkenden Epidermis gelegenen Sinus bekleidet (*S*), der nur vorn, ventral von den beiden hornförmigen Vorsprüngen mit dem Blutraum der Augenkammer und damit auch mit den Bluträumen der Umgebung in Zusammenhang steht (Taf. IX Fig. 5), im Übrigen aber ganz abgeschlossen ist. Die Epidermis zeigt nun in der Nähe des Ganglions gewisse Veränderungen im Vergleich zu dem Epithel der übrigen Körperoberfläche. Während sonst dasselbe aus einer Schicht ganz platter Zellen besteht, nimmt bereits auf der das Ganglion umgebenden Ringfalte die Höhe der Zellen allmählich zu, bis die innere Wand der Ringfureche von hohen Cylinderzellen gebildet wird; dorsalwärts nimmt dann die Zellenhöhe wieder langsam ab, so dass die Cornea auf ihrer Kuppe aus kubischen Zellen zusammengesetzt ist. Entsprechend der Größenzunahme der Zellen verdickt sich auch die homogene Stützmembran, der die Epidermiszellen aufsitzen. Während sie im Übrigen eine ganz dünne Lamelle vorstellt, erscheint sie in der Umgebung des Ganglions als eine ziemlich starke Schicht, die an Dicke etwa $\frac{1}{3}$ der Höhe der ihr auflagernden Zellen ausmacht, also unterhalb der cylindrischen Zellen am erheblichsten ist. Der Mantel zieht unverändert über das Ganglion hinweg.

Wenn wir uns jetzt in Kürze noch einmal das Verhalten des

ganzen lichtempfindlichen Apparates der *Salpa africana-maxima solitaria* vergegenwärtigen. so sehen wir, dass die lichtempfindlichen Elemente in der Rindenschicht des obersten, demnach als Augentheil zu bezeichnenden Abschnittes des Ganglions zur Entwicklung kommen. Wir finden sie in sechs verschiedenen Gruppen, deren größte, am dorsalsten gelegen, Hufeisenform besitzt und durch Pigmentbekleidung ausgezeichnet ist. Die Anordnung der lichtempfindlichen Elemente und des Pigments ist nun eine derartige, dass die Salpe im Stande ist, fast von allen Seiten her Lichteindrücke zu empfangen. Die Blickrichtung für das Hufeisenauge ergibt sich aus der Darstellung der verschiedenen Richtungen, nach welchen sich die Pigmentrinne in ihren einzelnen Theilen öffnet. Im Großen und Ganzen beherrscht danach das Hufeisenauge die gesammte vor, über und seitlich von dem Thier gelegene Umgebung, während Lichtstrahlen anderer Herkunft, z. B. von hinten oder unten, von den anderen Sehzellengruppen aufgefangen werden können. Dem hufeisenförmigen Auge gehört schließlich noch eine von einer schildförmigen Epithelwölbung dorsal begrenzte Augenkammer zu, auf deren Bedeutung ich erst weiter unten näher einzugehen gedenke.

An zweiter Stelle wollen wir *Salpa scutigera-confoederata* Cuv.-Forsk. prol. sol. untersuchen. Im Großen und Ganzen stimmt das Ganglion dieser Art mit dem der *Salpa africana-maxima* prol. solit. überein. Nur am Augentheil finden sich einige erwähnenswerthe Differenzen zwischen beiden. Wichtig ist zunächst, dass sich Sehzellen nur im Inneren der Pigmentrinne finden und nicht auch an anderen Stellen des Augentheils zur Entwicklung kommen. Was das speciellere Verhalten derselben betrifft, so habe ich dem bei Beschreibung der *Salpa africana-maxima* Gesagten kaum etwas hinzuzufügen. Die äußere Form, die Anordnung des Protoplasmas, der Bau der Wand der Zellen ist bei beiden Formen gleich. Eben so findet sich auch hier neben dem runden Zellkern je eine Pläosphäre. Die Kerne zeichnen sich durch einen großen stark lichtbrechenden Nucleolus aus, der in einem feinen Chromatingerüst suspendirt ist. Der Pigmentbelag des Hufeisenauges besteht überall aus einer einfachen Lage von mehr oder weniger kubischen Zellen. Der gesammte Augentheil des Ganglions hat nun durch das Fehlen anderer Sehzellengruppen eine Reduktion erlitten, die sich in der Verbindungsweise des Hufeisenauges mit seinem Mutterboden ausspricht. Dieselbe ist nur für die hinteren Theile der beiden Hufeisenschenkel die

gleiche wie im vorigen Fall. Während an diesen Stellen auch die den Sehapparat unmittelbar tragenden Theile in typischer Weise aus centraler Fasermasse und kontinuierlicher Zellrinde bestehen, finden wir die direkt unter dem hinteren unpaaren Theil des Hufeisenauges gelegene Partie des Augentheils auf eine ziemlich dünne Schicht von Nervenfasern reducirt, welcher kleine Ganglienzellen in unregelmäßiger Weise ein- und aufgelagert sind. Dasselbe gilt auch für die vorderen Enden der Hufeisenschenkel. Die bei *S. africana-maxima* dick mit lichtempfindlichen Zellen besetzten Hörner des Augentheils sind hier nur durch zwei schwache Vorsprünge angedeutet, von welchen aus sich je ein Nervenfaserbündel, mit Ganglienzellen in unregelmäßiger Weise besetzt, zu den Theilen der Schenkel des Hufeisenauges biegt, welche jene Vorsprünge überragen. Hervorzuheben ist ferner noch, dass die Kommunikation zwischen der Fasermasse des Augentheils und der des mittleren Abschnittes des Ganglions im ganzen Bereich des Zusammenhanges beider ein unmittelbarer ist. Über das äußere Körperepithel in der Umgebung des Ganglions möchte ich schließlich noch hinzufügen, dass Ringfurche und Ringwall hier fehlen. Im Übrigen ist das Verhalten des Epithels, im Speciellen das der Cornea dasselbe wie bei der *S. africana-maxima* sol.

Wenn wir jetzt zu der Betrachtung der *Salpa runcinata-fusiformis* Cham.-Cuv. prol. sol. übergehen, so finden wir zunächst auch hier wie bei *S. africana-maxima* das Ganglion zusammengesetzt aus drei über einander gelegenen Abschnitten, deren dorsalster auch hier den Augenthail vorstellt. An ihm sieht man die Schzellen in den oben beschriebenen Gruppen angeordnet, nur fehlt der hintere unpaare Haufen der *S. africana-maxima*. Wir haben also noch das hufeisenförmige, mit Pigment bekleidete Auge. die Anhäufung von Schzellen in der Rinde der beiden hornartigen Vorsprünge des Augentheils und die beiden lateralen Stränge von lichtempfindlichen Zellen. Für das Hufeisenaug ist hervorzuheben, dass die Enden seiner Schenkel sich nicht wie bei der *S. africana-maxima* hauptsächlich dorsal und nur wenig nach der gegenüberliegenden Seite wenden, sondern dass die letztere Richtung die überwiegende ist. Der Bau der Pigmentrinne ist derselbe wie im ersten Fall. Für die beiden seitlichen Schzellenstränge muss erwähnt werden, dass sie hier in nähere Beziehung zum Pigment getreten sind.

Sie haben sich mit ihrer dorsalwärts gerichteten Oberfläche einer rinnenförmigen Vertiefung der Pigmentschicht eingelagert. Besondere Erwähnung verdient aber nun das nähere Verhalten der im Inneren der Pigmentrinne gelegenen Schzellen. Dieselben besitzen die Form von Keulen oder Pyramiden (Taf. VIII Fig. 7 *It*). Ihr zugespitztes Ende sieht nach dem Inneren der ganzen Masse, ihr breites Ende ist nach außen, d. h., je nach ihrer Lage, auf die Pigmentschicht oder auf die pigmentfreie Oberfläche hin gerichtet. Auf Querschnitten erscheinen die Zellen somit radiär angeordnet; sie stoßen aber mit ihren spitzen Enden nicht in einem Punkt, sondern in einer an vielen Stellen gebogenen Linie zusammen. Im Allgemeinen sind die mit ihren stärkeren Enden auf das Pigment zugerichteten Zellen kürzer als diejenigen, welche mit den gleichen Theilen der Nervenfasermasse des Augentheils oder der Augenkammer zugewandt sind. Auch hier finden wir eine Verdickung der Zellmembran. Dieselbe ist aber auf die zu innerst liegenden Theile der Zelle beschränkt (*w*). Die Verdickung hört in einiger Entfernung von der Peripherie ziemlich plötzlich auf; die auf Schnitten als dicke, plumpe Stäbe sich darstellenden Wände erscheinen hier wie zugespitzt, die ganzen peripherischen Theile der Zellen sind nur durch dünne Membranen von einander getrennt. Auf Querschnitten durch das Hufeisen erscheinen somit die stark verdickten Theile der Zellmembranen etwa wie ein gefiedertes Blatt. Zuweilen lag in den Zellen neben dem Kern eine Phäosphäre (*p*). Dass eine jede Zelle einen solchen Körper besitzt, kann ich hier nicht mit Sicherheit behaupten. Wieder schienen aber Phäosphäre und verdickte Zellwand aus derselben Substanz zu bestehen. Es gelang mir mehrmals den direkten Zusammenhang von ventral gegen das Ganglion gerichteten Schzellen mit Nervenfasern zu konstatiren. Eben so wie bei *S. africana-maxima* muss ich es auch hier für höchst wahrscheinlich halten, dass zwischen den Schzellen Nervenfibrillen ihren Lauf nehmen, um die entfernter von der Fasermasse des Augentheils gelegenen Elemente zu innerviren. Im Gegensatz zu den das Hufeisenauge zusammensetzenden Zellen gilt für die Schzellen der vier übrigen Gruppen fast vollkommen die für die lichtempfindlichen Elemente der *S. africana-maxima* sol. gegebene Beschreibung. Nur sind die Zellwände hier von erheblicherer Stärke, als es dort der Fall war. Was endlich das Verhalten der Epidermis betrifft, so kam ich ganz auf die Schilderung der Befunde bei *S. africana-maxima* verweisen und brauche nur zu erwähnen, dass die Ringfalte sich hier durch ganz besonders starke Entwicklung aus-

zeichnet. In allen übrigen Punkten gilt die für die *S. africana-maxima* sol. gegebene Beschreibung.

Wir wenden uns nunmehr zur Untersuchung der *Salpa pinnata* Forsk. prol. sol. Leider standen mir hier nur wenige Embryonen von 5 mm Länge zur Verfügung, so dass meine Befunde für das erwachsene Thier nur in beschränktem Maße Gültigkeit beanspruchen können. Über das Verhalten der beiden unteren Ganglionabschnitte und das Verhalten der Augenkammer habe ich nichts Besonderes zu bemerken. Unterschiede gegen das früher Geschilderte fanden sich aber am Augentheil selbst. Auch hier unterscheidet man an ihm einen hinteren, unmittelbar dem übrigen Ganglion verbundenen Haupttheil und zwei von diesem nach vorn ragende hornartige Vorsprünge. Auch hier werden die am meisten dorsal reichenden Theile desselben repräsentirt durch die bekannte hufeisenförmige Gruppe von Sehzellen. Von hier aus ist nun aber für den Hauptabschnitt des Augentheils der Abfall seiner dorsalwärts gekehrten Fläche zum Niveau des mittleren Theils des Ganglions ein viel steilerer, als es bei den drei vorher besprochenen Salpen der Fall war. Das ganze Gebilde hat in viel ausgesprochenerer Weise selbst Hufeisenform, als in den bisher beschriebenen Fällen. Auch hier finden wir, wie bei *S. scutigera-confoederata* sol., den Schapparat auf das Hufeisenauge beschränkt. Sonstige Haufen von Sehzellen konnte ich nicht konstatiren. Wenn wir nun früher gesehen hatten, dass die Sehzellenmasse erheblich über ihre Umgebung und ihren Mutterboden hervorragte, so finden wir bei der *S. pinnata* keine bedeutendere Niveaudifferenz zwischen beiden. Da das Gleiche natürlich auch für die beiden hornartigen Vorsprünge gilt, so erscheinen dieselben auf dem Querschnitt als ovale Gebilde, die auf ihrer dorsal- und medianwärts gerichteten Oberfläche die lichtempfindlichen Elemente enthalten (Taf. VIII Fig. 8 R, vgl. mit Taf. IX Fig. 5). Während nun bei allen bisher besprochenen Formen die einzelnen Sehzellen wenigstens innerhalb derselben Gruppe die gleiche Form haben, ist dies hier nicht der Fall (Taf. VIII Fig. 8 R). Die an die pigmentfreie Peripherie des Schapparates anstoßenden Elemente sind zu langen keulenförmigen Zellen geworden. Sie laufen centralwärts in einen feinen Fortsatz aus, der in der Fasermasse verschwindet (Taf. VIII Fig. 9). Die Kerne liegen in den verdickten, der Peripherie zugekehrten Enden der Zellen. In den Lücken zwischen diesen Elementen finden sich vielfach spindelförmige Zellen, die

gleichfalls mit einer feinen Nervenfasern in Verbindung stehen. Zu unterst kommen dann rundliche oder polyedrisch gegen einander abgeplattete Zellen, die ich auch im Zusammenhang mit Nervenfibrillen erkannt zu haben glaube. Zwischen ihnen laufen vielfach zu den peripherer gelegenen Zellen gehörige Nervenfasern. Die langgestreckten Zellen sind nun nicht parallel zu einander angeordnet, sondern sie divergiren mit ihren Längsachsen nach außen. Im Großen und Ganzen erscheinen sie auf Schnitten so aufgestellt, wie die Stäbe eines Fächers. Außer durch ihre Form und Größe zeichnen sich die Retinazellen, wenigstens bei den mir vorliegenden Embryonen, nur dadurch vor den übrigen Ganglienzellen aus, dass ihre runden, bläschenförmigen Kerne etwas größer sind als die der kleinen Ganglienzellen, welche sich unmittelbar an sie anschließen. Verdickungen der Zellwände und Phäosphären fehlen hier. Der zu dem Hufeisenaugen gehörige Pigmentbelag besteht auch hier aus einer einfachen Lage von Zellen, die ventralwärts an Länge zunehmen und so mit ihren Enden tiefer in die Rindenschicht des Augentheils, zwischen die Sehzellen und die gewöhnlichen Rinden-Ganglienzellen eingreifen. Ganz vorn an beiden Hörnern des Augentheils schieben sich aber Pigmentzellen auch zwischen Sehzellen und Centralfasermasse ein (Taf. VIII Fig. 8). Über das Epithel in der Umgebung des Ganglions kann ich nur mittheilen, dass die bei *S. africana-maxima* sol. geschilderte Ringfurche und Ringwall fehlen. Eine irgend erhebliche Höhenzunahme der Epidermiszellen in der Nähe des Ganglions fand sich bei den Embryonen nicht vor.

Auf ganz erhebliche Unterschiede von den uns bisher bekannt gewordenen Verhältnissen treffen wir bei der Untersuchung der *Salpa democratica-mucronata* Forsk. prol. sol. Diese Unterschiede beschränken sich aber auch hier auf den inneren Bau des Augentheils und das Verhalten der Epidermis zu demselben. Betrachten wir unter dem Mikroskop ein Ganglion der *S. democratica-mucronata* sol. von der Seite, so erscheint uns der Augentheil desselben als ein mit einer halsartigen Einschnürung dem übrigen Ganglion aufsitzender, kolbenartiger Körper, der nach vorn seine Ansatzstelle etwas überragt. An seiner Oberfläche finden wir einen Pigmentbelag. Wie die Ansicht von der Dorsalseite her zeigt, hat derselbe auch hier annähernd Hufeisenform (Taf. IX Fig. 10). Es handelt sich aber nicht um ein rinnenförmiges, sondern um ein flaches, platten- oder bandartiges Gebilde, das sich fast über die ganze Hinter-

fläche des Augentheils ausdehnt, während es seitlich auf einen schmälern Bezirk beschränkt bleibt. Der hintere Theil dieser Pigmentschicht erscheint als ein leicht gewölbter Schild, dessen oberer Rand etwas eingebuchtet ist. Der Seitenrand desselben setzt sich jederseits unter erheblicher Verjüngung in einen band- oder spangenförmigen Streifen fort, der nach vorn verläuft. Jede dieser beiden Pigmentspangen ist nach zwei Richtungen gekrümmt; sie beschreibt einen gleichzeitig lateral- und dorsalwärts konvexen Bogen. Ihr Endabschnitt sieht in Folge dessen einmal mit der medianwärts gekehrten Fläche etwas nach hinten (Fig. 11) und liegt ferner etwas ventraler als der hintere, unmittelbar an die schildartige Ausbreitung des Pigments anstoßende Theil. Schließlich ist zu erwähnen, dass der ventrale Rand dieser Pigmentspangen etwas weiter nach außen liegt als der dorsale. Die Pigmentschicht besteht auch hier aus einer einfachen Zellschicht. Auf der Innenfläche dieses Pigmenthufeisens erheben sich nun in einschichtiger Lage die Sehzellen (Taf. IX Fig. 10, 11, 12 Z). Dieselben stellen große, an dem einen Ende mehr oder minder stark keulenartig verdickte Elemente vor, die ihre dünnen Enden dem Pigment, die dickeren Enden dem einfallenden Licht zuwenden. Die Achsen der Sehzellen divergiren also in ähnlicher Weise, wie wir es bei *S. pinnata* solit. fanden. Die Länge der Zellen ist verschieden. Die kürzesten finden sich im Allgemeinen an den Rändern des Pigmentbelages, die zu innerst gelegenen Zellen sind zugleich die längsten. Über dem hinteren, schildartigen Theil des Pigmentbelages liegt aber das Maximum der Höhe der Sehzellen in der Nähe des ventralen Randes der Pigmentschicht. Hier trifft man die längsten Zellen des ganzen Auges. Mit der Zunahme der Länge der Zellen nimmt ihr Querdurchmesser ab. Die Kerne liegen stets in den verdickten Enden der Zellen. Phäosphären fehlen. Wieder hat die Zellmembran eine erhebliche Verdickung erfahren. Dieselbe beschränkt sich aber auf die nächste Nähe der Pigmentschicht und hört in kurzer Entfernung von derselben auf. Was nun die Gesamtform des Augentheiles anlangt, so ist sie auch hier die eines Hufeisens. Ein medianer Sagittalschnitt durch das Ganglion (Taf. IX Fig. 12) zeigt uns, dass, abgesehen von der oberflächlichen Pigmentschicht, die ganze hintere Wand des Augentheiles von Sehzellen eingenommen wird, die sich unmittelbar an die Ganglienzellen des mittleren Abschnittes des Nervenknotens anschließen, während die gegenüber liegende vordere Fläche kleine Ganglienzellen trägt. Weiter dorsal hört diese vordere Zelllage

aber auf und nur eine an Dicke rasch abnehmende Fortsetzung der Centrafasermasse erstreckt sich über die Vorderfläche dieses Theiles der Retina. Ganz dasselbe gilt für die beiden Schenkel des hufeisenförmigen Augentheiles. Auch hier gehören Pigment und Schzellen der nach außen gerichteten Rindenschicht derselben an und stehen in dem gleichen Verhältnis zur Fasermasse. Sie nehmen aber hier nicht die ganze Rindenschicht ein, wie es hinten der Fall ist, vielmehr schiebt sich zwischen sie und den Zellbelag des mittleren Ganglionabschnittes ein Gebiet ein, das mit einfachen kleinen Zellen belegt ist. Die Schzellen stoßen demnach überall mit ihren dem Licht zugewandten Theilen an die Nervenfasermasse und empfangen auch an diesem Ende ihre Nervenfibrillen. Wir haben also hier die interessante Thatsache, dass die Innervirung der Retina in demselben Sinne erfolgt, wie wir es bei den Vertebraten allgemein finden. Der ganze Raum im Inneren des hufeisenförmigen Augentheiles wird nun durch die langgestreckten Schzellen fast völlig ausgefüllt und so kommt es, dass das ganze Gebilde den Eindruck eines massiven Kolbens macht (Taf. IX Fig. 10). In dem unteren Theil des Binnenraumes ragen die dem ventralen Abschnitt des Pigmentschildes aufsitzenden langen Schzellen weit nach vorn. Von vorn und von der Seite her streben ihnen Zellen von den Enden der wie oben beschrieben medianwärts gebogenen Pigmentspangen entgegen und treffen sogar mit ihnen zusammen, während noch weiter vorn gelegene Elemente mit den entsprechenden Zellen der anderen Seite in der Medianebene zusammenstoßen (Taf. IX Fig. 11). Der noch übrige Theil des vom Augentheil hinten und seitlich umschlossenen Raumes wird eingenommen von den Zellen, welche den hinteren Theilen der beiden Pigmentspangen und dem oberen Theil des Pigmentschildes angehören (Taf. IX Fig. 10). In der Medianebene bleibt dorsal nur noch eine flache Furche übrig, in die sich das äußere Körperepithel hineinsenkt. Eine Augenkammer fehlt hier also. Eben so wenig finden sich pigmentfreie Gruppen von Schzellen vor. Die Epidermis besteht über dem Auge auch hier aus höheren Zellen als sonst. Es sind kubische, an der Hinterwand des Auges sogar cylindrische Zellen (Taf. IX Fig. 12 *♂*). Nach Allem wird auch diese Salpe durch ihren Sehapparat über einen großen Theil ihrer Umgebung orientirt. Der hintere unpaare Theil des Hufeisenauges sieht nach vorn und oben, jeder der Seitentheile sieht nach der gegenüberliegenden Seite, an seinen vorderen Enden sogar zugleich etwas nach hinten.

Bei allen Solitärsalpen hat also die Ausbildung von lichtempfindlichen Apparaten ausschließlich im Bereich eines dorsalen Abschnittes des Ganglions stattgefunden, welcher gegen die in zwei differente Theile zerfallende Hauptmasse des Centralnervensystems deutlich abzugrenzen ist. Dieser dorsale Abschnitt oder »Augenthcil« des Ganglions hat annähernd Hufeisenform und besteht in typischer Weise aus centraler Fasersubstanz und peripherer Zellschicht, die mit den entsprechenden Bestandtheilen des übrigen Ganglions unmittelbar zusammenhängen. Ein Theil der Rindenzellen sind nun zu Schzellen umgewandelt. Die übrigen Elemente unterscheiden sich nicht von den Ganglienzellen der anderen Theile des Nervenknотens. Die Schzellen zeichnen sich zunächst durch ihre Größe aus. Oft haben sie die Form von einfachen Polyedern, in anderen Fällen finden sich gestreckte, keulen- oder pyramidenförmige Elemente, die dann stets ihr dickeres, den Kern enthaltendes Ende dem Licht zukehren. In einem Falle fanden sich zwischen den keulenförmigen noch spindelförmige Zellen vor. Bei der Mehrzahl der Arten enthalten die Schzellen Phäosphären, denen die Funktion der sonst in lichtempfindlichen Zellen vorhandenen Stäbchen zuzusprechen ist. Sie besitzen ferner alle, außer bei den Embryonen der *S. pinnata* eigenthümliche Verdickungen ihrer Zellmembranen, deren Substanz in hohem Maße mit der der Phäosphären übereinstimmt. Es ist nun vielleicht nicht unwahrscheinlich, daß auch diese Verstärkungen der Zellwände die Bedeutung von Stäbchen haben, und nicht nur Stützapparate vorstellen. Auch die Stäbchen sind ja im Allgemeinen enticulare Bildungen. Die lichtempfindlichen Elemente sind in Gruppen angeordnet. Die größte, oft einzige derselben besitzt Hufeisenform und ist mit einem Pigmentbelag versehen, der bewirkt, daß jeder Theil der Retina nur von einer bestimmten Richtung her Licht aufzunehmen im Stande ist, und zwar die hinteren unpaaren Theile derselben im Wesentlichen von vorn und oben, jeder Seitenthcil von der gegenüberliegenden Seite her.

Eine besondere Beachtung verdient die Art der Innervirung der lichtempfindlichen Zellen von *S. democatica-mucronata* sol. Hier verbinden sich die Nervenfasern mit den dem Licht zugewandten Enden der keulenförmigen Elemente, d. h. es besteht im Wesentlichen dieselbe Anordnung, wie sie sich bei den Wirbelthieren allgemein, in einzelnen Fällen aber auch bei Wirbellosen findet. Im Gegensatz hierzu sahen wir bei *S. pinnata* sol. ähnlich geformte Schzellen mit ihren vom Licht abgewandten Enden in die Nerven-

fibrillen übergehen, fanden also hier das umgekehrte, für die große Mehrzahl der Wirbellosen charakteristische Verhalten. Diese Differenz erklärt sich einfach daraus, dass in den beiden Fällen verschiedene Theile der Rindenschicht des Augentheils zur Refina umgebildet sind. Bei *S. pinnata* sol. ist nämlich, eben so wie bei den drei an erster Stelle besprochenen Formen der hufeisenförmige Theil des Sehapparates aus Zellen gebildet, welche der Dorsalfläche des Augentheiles angehören. Diese Gruppe nimmt somit die Nerven-fibrillen an ihrer ventral gerichteten Peripherie auf, während sie in Folge der Anordnung des Pigmentes von der annähernd entgegengesetzten Richtung her das Licht empfängt. Treten nun hier gestreckte Zellformen auf, die sich mit ihrer Längsachse in die Richtung der einfallenden Lichtstrahlen einstellen, so werden sie nothwendig ihre Nervenfasern an dem vom Licht abgewandten Ende empfangen müssen, das ja eben hier auf die Centrafasermasse des Augentheils zu gerichtet ist. Bei *S. democratica-mucronata* sind nun aber zu einer Refina, die in allen ihren Theilen annähernd die gleiche Blickrichtung hat, wie die der vier übrigen Salpen, Elemente verwandt, die der nach außen, d. h. seitwärts und rückwärts gerichteten Oberfläche des Augentheils angehören, und somit sind die dem Licht zugewandten Enden der Zellen gleichzeitig diejenigen, welche an die Centrafasermasse stoßen und die Nervenfibrillen aufnehmen. Eine Vergrößerung der Sehzellenlage in die Fläche wird bewirken, dass sich dieselbe in ihren dorsalen Theilen über das Niveau der übrigen Rindenschicht erhebt.

Im Gegensatz zur *S. democratica-mucronata* fanden wir bei den vier zuerst geschilderten Formen eine Augenkammer, die dadurch gebildet wird, dass die Epidermis den Binnenraum des annähernd hufeisenförmigen Augentheiles schildartig überwölbt und sich dabei auf das Hufeisenauge selbst stützt. Die pigmentfreie Oberfläche des letzteren sieht dabei in das Innere der Augenkammer hinein. Es ist jetzt die Frage zu entscheiden, ob dieser Einrichtung, die ja in Folge des Blutgehaltes der Augenkammer sicher einen Ernährungsapparat für das Sehorgan vorstellt, nicht auch eine optische Bedeutung zukommt. Es ist nun sehr wahrscheinlich, dass die Blutflüssigkeit ein geringeres Lichtbrechungsvermögen besitzt als die Mantelsubstanz, die ja auf die Cornea nach außen folgt. Wir hätten unter dieser Voraussetzung über dem Auge eine plankonkave Linse. Dabei ist die für eine so kleine Fläche wohl nur minimale Biegung der Manteloberfläche vernachlässigt. Alle Lichtstrahlen, welche nun die

Cornea treffen, müssen dann hier von ihrer ursprünglichen Bahn abgelenkt werden, und zwar werden die Strahlen eines auffallenden Bündels aus einander gebrochen werden. Es ist klar, dass in Folge dieser Ablenkung, die jedem Lichtstrahl eine schrägere Richtung verleiht als ihm ursprünglich zukommt, eine ganze Menge von Strahlen, die sonst zwischen die Schenkel des Hufeisenauges gefallen wären, nunmehr auf lichtempfindliche Theile desselben treffen. Andererseits ist es natürlich, dass Strahlen, welche sonst noch die Sehzellen des Hufeisenauges getroffen hätten, nach ihrer Ablenkung an dem Schapparat vorbei laufen. Da nun aber die dorsalsten der lichtempfindlichen Elemente dicht unter der brechenden Fläche liegen, werden die in ihrer Nähe unter nicht zu schieferm Winkel die Cornea treffenden Strahlen unmittelbar nach ihrer Ablenkung noch von den Sehzellen aufgefangen werden, ehe sie sich noch erheblich von ihrer ursprünglichen Bahn entfernt haben. In Folge der Lage der Retina dicht unter der Cornea wird also der durch die Lichtbrechung für das Auge entstehende Verlust an Lichtstrahlen geringer sein als der Gewinn an solchen. Das Hufeisenaug empfängt damit durch Ver-

mittlung seiner Cornea mehr Licht, als es ohne dieselbe erhalten würde.



Die beigegebene Zeichnung soll dazu dienen, diese Verhältnisse zu illustriren. Sie stellt einen mittels der Camera genau gezeichneten Sagittalschnitt durch den hinteren unpaaren Theil des Hufeisenauges vor. *C* bezeichnet die Cornea, *R* die Sehzellenmasse, *P* die Pigmentschicht, *T* den Mantel, *S* die Augenkammer. In *M* liegt annähernd der Mittelpunkt der Wölbung der Cornea. Ich nehme an, dass parallele Lichtstrahlen den

Schapparat treffen, von welchen der Strahl *FM* den Achsenstrahl vorstellt. Auf ihm nehme ich bei *F* den Brennpunkt der Cornealinse an. Ich ziehe jetzt die von *F* ausgehenden Linien *a'* und *b'*, welche die Verlaufsrichtung der extremsten noch zur Wahrnehmung gelangenden gebrochenen Strahlen bezeichnen. Dieselben

gehören zu den ungebrochenen Strahlen a und b ; nun zeichne ich die beiden Strahlen c und d parallel FM , welche ohne die Wirkung der Cornea gerade noch die Retina treffen würden. Von allen FM parallelen Lichtstrahlen werden demnach thatsächlich alle zwischen a und b liegenden Strahlen wahrgenommen, während, wenn man sich die gewölbte Cornea fortdenkt, alle zwischen c und d fallenden Strahlen das Auge treffen würden, d. h. in Folge der Lichtbrechung fallen von dem durch c und d begrenzten Strahlenbündel alle zwischen b und d gelegenen Strahlen für das Auge fort. Dafür kommt das Bündel $a-c$ hinzu. Ein Blick auf die Figur zeigt, dass das letztere bedeutend umfangreicher ist als die verloren gehende Summe von Lichtstrahlen.

Es ist selbstverständlich, dass der Schapparat der Solitärsalpen kein wirkliches Bild von der Umgebung empfängt. Seine Bedeutung liegt zunächst in der außerordentlichen Ausdehnung des Gesichtsfeldes; da ferner in Folge der Anordnung des Pigmentes bestimmte Theile des Auges nur von bestimmter Richtung her Lichteindrücke empfangen, so scheint der Schluss gerechtfertigt, dass der Schapparat zweitens auch eine Lokalisation der Lichtquelle zu vermitteln im Stande ist. Für den letzteren Punkt ist nun, wie ich noch hinzufügen will, die Anordnung des Pigmentes an der Oberfläche des Augentheiles von großer Bedeutung. Diese Lagerung desselben ermöglicht allein einen vollkommenen Abschluss von Lichtstrahlen durch das Pigment. Läge dasselbe nämlich zwischen Centralfaser-masse und Sehzellenschicht, so würde es von allen Schnervenfasern durchbohrt werden und so nicht mehr vollständig Lichtstrahlen abzuschließen im Stande sein. Überlegen wir uns jetzt, welche Form ein Schapparat haben könnte, der wie hier an der Oberfläche des dem übrigen Ganglion breit aufsitzenden Augentheiles zur Entwicklung kommt, gleichzeitig ein möglichst ausgedehntes Gesichtsfeld besitzt und dabei im Interesse der Lokalisationsfähigkeit einen Pigmentbelag an seiner Oberfläche ausbildet, so werden wir uns bald überzeugen, dass die Hufeisenform oder eine nicht wesentliche Modifikation derselben die allein mögliche Anordnungsweise der Sehzellen vorstellt.

Nach Absolvirung der Solitärsalpen kommen wir nunmehr zur Besprechung der Sehorgane der Kettenformen und eröffnen die Reihe derselben mit *Salpa africana-maxima* Forsk. prol. greg. Wir können am Ganglion dieser Salpe dieselben drei über einander gelegenen Theile unterscheiden wie bei den Einzelthieren. Für die beiden ventralsten derselben kann ich ganz auf die Beschreibung der entsprechenden Gebilde der *S. africana-maxima* sol. verweisen (Taf. IX Fig. 14 G^1 und G^2). Genauer müssen wir aber auf den

dorsalsten Abschnitt, den pigmenttragenden Augentheil eingehen. Derselbe stellt einen kolbenartigen Körper vor, der mit einer stielartigen Verjüngung an der Dorsalseite des mittleren Theiles des Ganglions befestigt ist und von hier aus vor- und ventralwärts ragt (Taf. IX Fig. 13 und 14 *G*³). Er liegt dabei nur hinten in der Medianebene und weicht stets mit seinem Vorderende nach rechts oder links von derselben ab, je nach der Lage der Salpe innerhalb der Kette (Fig. 13). Die Kette der *S. africana-maxima* ist bekanntlich zweireihig, und die Salpen der einen Reihe wenden denen der anderen ihre Bauchseite zu. Dabei stehen alle Individuen mit ihrer Längsachse schief zur Längsachse der Kette, indem sie alle mit ihrer Mundöffnung dem einen, mit dem hinteren Körperende dem anderen Kettenende zugewandt sind. Man kann nun das Kettenende, dem alle Mundöffnungen zugekehrt sind, als Vorderende, das entgegengesetzte als Hinterende der Kette bezeichnen, und kann dann die Seite der Kette, deren Salpen dem Vorderende der Kette ihre linke Körperseite zuwenden, als linke Kettenhälfte, die andere entsprechend als rechte Kettenhälfte bezeichnen. Bei allen Individuen der linken Kettenhälfte nun weicht der Augentheil nach links, bei denen der rechten nach rechts von der Medianebene ab. Man kann also bei einem isolirten Kettenthier sofort feststellen, welcher Seite der Kette es angehört hat. Der Augentheil ist nun an seiner Oberfläche mit einem Ring von Pigment umgürtet (Fig. 13). Dieser Pigmentring hat nun nicht überall die gleiche Breite, sondern besitzt sowohl an dem nach oben und dorsal, als auch an dem nach unten und ventral gerichteten Theil je eine erhebliche plattenartige oder vielleicht richtiger schalenförmige Verbreiterung, welche zu beiden Seiten des Augentheiles durch schmale bandartige Streifen verbunden sind. Von großer Wichtigkeit ist, dass der Ring zur Längsachse des kolbenförmigen Augentheiles nicht senkrecht steht, sondern die dorsale Platte, die gleichzeitig die größere ist, dem vordersten Abschnitt des Augentheiles angehört, während die ventrale Pigmentausbreitung dem hintersten Theil desselben aufliegt. Durch diese Pigmentanordnung werden an der Oberfläche des Augentheiles zwei Gebiete von einander getrennt, ein dorsales hinteres und ein ventrales vorderes.

Wir wollen jetzt gleich zur Untersuchung des Schapparates auf Schnitten übergehen (Fig. 14). Zunächst sehen wir, dass auch hier die Pigmentschicht aus einer einzigen Lage von Zellen besteht. Wir finden dann weiter im Augentheil eine nach vorn an Mächtigkeit ab-

nehmende Fortsetzung der Centrifasermasse des mittleren Abschnittes des Ganglions. Die Fibrillen derselben sind hier bedeutend weniger eng verfilzt als es sonst der Fall ist, sie laufen alle in deutlicher Weise auf das Innere des Augenkolbens zu. Die ventralsten von ihnen treten gleich nach dem Verlassen des mittleren Gangliontheils in Beziehung zu einer Retina, die der ventralen Pigmentausbildung aufsitzt und die unmittelbare Fortsetzung der Rindenschicht der Vorderfläche des Ganglions darstellt. Direkt an die Nervenfasern schließen sich hier große, langgestreckte Elemente an, die alle auf die Pigmentschicht zustreben und dabei mit ihren Längsachsen nach dieser Richtung hin leicht konvergieren (R^1). Die Zellen sind spindel- oder keulenförmig und enthalten an ihrer stärksten Stelle einen großen bläschenförmigen Kern. Sie sind in ganz unregelmäßiger Weise über und neben einander angeordnet, so dass ihre Kerne in sehr verschiedene Entfernung von der Fasermasse zu liegen kommen. Jedes dieser Elemente steht an seinem dorsal gerichteten Ende mit einer Nervenfibrille in Verbindung. An dem entgegengesetzten Ende sendet es einen langen, dünnen Fortsatz aus und die Summe dieser unmittelbar neben einander auf das Pigment hinziehender Stränge stellt eine mittlere Schicht der Retina vor (R^3). In dem Bereich derselben sind nun die Zellmembranen, die sonst dünne Lamellen vorstellen, ganz erheblich verdickt. Auf Schnitten, die die Zellfortsätze quer treffen, erscheint daher diese Lage wie eine siebartig von rundlichen Öffnungen durchbohrte Masse, in welcher die Querschnitte der Zellfortsätze erscheinen (Taf. VIII Fig. 15). Eine dritte und zugleich äußerste Schicht dieser Retina wird vorgestellt von einer einfachen, der ventralen Pigmentschale anliegenden Lage kleiner Zellen, die sich auch durch die geringere Größe ihrer Kerne vor den Zellen der ersten Schicht auszeichnen (R^2). Ich glaube nun mit aller Sicherheit behaupten zu können, dass jede der großen Zellen durch ihren, die mittlere Retinaschicht durchziehenden Fortsatz mit einer dieser kleinen Zellen verbunden ist. Die Retina besteht also hier aus zwei Zelllagen, deren Elemente mit einander zusammenhängen. An die aus den großen Zellen gebildete, innerste Lage der Retina des hinteren Theils des Augenkolbens schließt sich nach vorn zu eine Schicht von Zellen an, die der zuletzt geschilderten kleinen Zellform vollständig gleichen, aber hier in unregelmäßiger Weise mehrfach über einander gelagert sind (R^2). Diese Schicht liegt der nach unten gekehrten, inneren Fläche der vorderen oder dorsalen Pigmentausbildung unmittelbar an und in ihr nimmt die

Fasersubstanz des Augentheils ihr Ende. Ventral schließt sich an diese Lage eine dicke Schicht an, die in jeder Beziehung übereinstimmt mit der mittleren Lage der hinteren Retina und auch wieder die direkte Fortsetzung derselben nach vorn zu vorstellt (R^3). Jede der dieselbe bildenden Fasern setzt sich nun peripher fort in eine große gestreckte Zelle, die ihrem ganzen Habitus nach übereinstimmt mit den großen Elementen im hinteren Theil des Auges (R^1). Es erscheint mir auch hier sicher, dass jede derselben durch die Mittelschicht hindurch mit je einem der kleinen Elemente, welche der dorsalen Pigmentschicht anliegen und mit Nervenfasern verbunden sind, in Verbindung steht. Ganz eben so wie die beiden anderen Schichten dieses vorderen Theils der Retina bildet auch die dritte die direkte Fortsetzung der entsprechend gelagerten Schicht der hinteren Retinahälfte nach vorn zu, d. h. also hier der Schicht der kleinen der ventralen Pigmentplatte aufliegenden Elemente. Die längsten dieser großen Zellen reichen bis an die Oberfläche des Kolbens oder bilden vielmehr selbst mit ihren Enden den ventralen Theil der Oberfläche desselben. Die kürzesten enden schon bald jenseits der mittleren Retinaschicht. Die übrigen ordnen sich zwischen diese beiden Extreme ein. Stets liegen die Kerne in den verdickten Enden der Zellen. Wir haben hier also den eigenthümlichen Befund, dass in einer einheitlichen Retina der hintere Theil dorsalwärts, der vordere ventralwärts sieht. Der gesammte Apparat liegt dabei an einer, der ventralen Seite der ihn versorgenden Nervenfasermasse, und somit sind im hinteren Theil des Auges die Eintrittsstellen der Nervenfasern in die lichtempfindlichen Elemente dem Licht zugewandt, im vorderen Theil derselben Retina aber vom Licht abgekehrt. Dabei ist die Lage der zwei Zellformen der Netzhaut zur Nervenfasermasse hinten gerade umgekehrt wie vorn: Im hinteren Theil der Retina verbinden sich die großen, vorn dagegen die kleinen Zellen mit den Nervenfibrillen, die letzteren liegen dabei stets dem Pigment an, die großen entfernt von demselben.

Am hinteren Rand der dorsalen Pigmentausbreitung findet sich noch eine unbedeutende, selbständige Gruppe kleiner Zellen, die hier die Dorsalfläche der Faser Masse einnimmt. Schließlich liegt noch an der Dorsalseite der Wurzel des Augentheils in unmittelbarem Anschluss an die periphere Ganglienzellenschicht des mittleren Abschnittes des Nervenknötens ein höckerartig vorspringender Haufen polyedrischer, phäosphärenhaltiger Zellen, die sich in nichts von den bei Beschreibung der *S. africana-maxima* sol. geschilderten Seh-

zellen unterscheiden *r*. Bei dem Fehlen von Pigment an dieser Stelle und bei der Durchsichtigkeit des Salpenkörpers wird diese Gruppe von allen Seiten her Licht empfangen. Zwischen den beiden letzterwähnten Zellgruppen entbehrt die Fasermasse dorsal eines kontinuierlichen Zellbelages.

Das äußere Körperepithel zeichnet sich auch hier im Bereich des Ganglions durch die Höhe seiner Zellen aus. Es bildet vor dem Ganglion eine grubenartige Vertiefung, deren Hinterwand die Vorderfläche des Ganglions und den ganzen Augentheil überzieht (*C*). Von hinten her erstreckt sich ein Blutsinus zwischen Ganglion und Epidermis so weit nach vorn, dass er noch die dorsale Sehzellengruppe des Augentheils (*r*) bespült.

Zu Befunden, die mit den eben dargestellten die weitgehendste Übereinstimmung zeigen, gelangen wir bei der Untersuchung der Kettenform von *Salpa runcinata-fusiformis* Cham.-Cuv. Ich kann mich daher hier kurz fassen. Der kolbenförmige Augentheil des Centralnervensystems ist bei dieser Art etwas weniger ventralwärts geneigt, als es bei der vorigen der Fall war: er ragt in mehr horizontaler Richtung von der Dorsalseite des mittleren Abschnittes des Centralnervensystems nach vorn und links resp. rechts. Wir finden an seiner Oberfläche die Zellen in denselben Gruppen angeordnet wie im vorigen Fall. Auch die Vertheilung des Pigments ist die gleiche, man unterscheidet auch hier eine dorsale vordere und eine ventrale hintere plattenartige Ausbreitung desselben, die jederseits durch eine schmale Pigmentbrücke mit einander verbunden sind. In der zu dem Pigment in Beziehung stehenden Retina unterscheiden wir auch hier drei Schichten, die sich zu einander, zum Pigment, zu den Nervenfasern genau so verhalten, wie es oben geschildert wurde (Taf. IX Fig. 16). In der dem Licht zugewandten Schicht sowohl des vorderen wie des hinteren Theils der Netzhaut zeigt sich aber eine viel größere Regelmäßigkeit des Baues. Hier liegen die großen gestreckten, großkernigen Elemente alle regelmäßig in einer Schicht palissadenartig neben einander angeordnet. Jede derselben hat etwa Cylinderform. Die Kerne liegen stets alle annähernd in gleicher Höhe in den von der Pigmentschicht abgewandten Zellenden. Eben so wie im vorigen Fall setzt sich jede dieser Zellen in einen dünnen Strang fort, der gewöhnlich etwa die Länge der Körper der großen Zellen besitzt und, wie ich glaube mich ganz sicher überzeugt zu haben, stets in eine der kleineren Zellen übergeht, die ja

auch hier einen Belag der Innenfläche der Pigmentplatten bilden. Die Verdickung der Zellmembran im Bereich der Verbindungsstücke besteht natürlich gleichfalls, sie ist aber hier in einer viel regelmäßigeren Weise erfolgt (*II*). Die Verdickung ist unmittelbar am Körper der großen Zellen am erheblichsten und nimmt in ganz gleichmäßiger Weise mit der Entfernung vom Pigment ab. Dadurch wird bewirkt, dass, obwohl die protoplasmatischen Stränge alle in der Richtung auf die Pigmentschicht konvergiren und unmittelbar neben einander stehen, sie dennoch in ihrer ganzen Länge annähernd gleiche Stärke besitzen. Es finden sich nun aber hier im Augenkolben noch Elemente, die ich bei *S. africana-maxima* greg. vermisste. An den Vorderrand des medialen, eben so an den Hinterrand des lateralen Verbindungsstückes der beiden Pigmentausbreitungen schließt sich nämlich unmittelbar eine kleine Gruppe kleiner spindelförmiger Elemente an, die alle, annähernd in der Richtung von vorn nach hinten verlaufend und sich gegenseitig dachziegelartig deckend, einen kleinen Theil der pigmentfreien Oberfläche des Augenkolbens bilden. Sie stehen in keinerlei Beziehung zu nervösen Elementen.

Über das Verhalten der Epidermis habe ich nichts Wesentliches hinzuzufügen und brauche höchstens zu erwähnen, dass die Bluträume an der Dorsalseite des Ganglions hier nicht so weit reichen wie im ersten Fall, dass also die Gruppe polyedrischer Sehzellen hier bereits unmittelbar von der Epidermis überzogen wird.

Den beiden zuletzt besprochenen Formen schließt sich nun in Bezug auf den Schapparat am nächsten *Salpa pinnata* Forsk. prol. greg. an. Ich brauche zunächst kaum zu erwähnen, dass auch hier die typische Dreitheilung des Nervenknотens besteht, muss aber doch hierzu bemerken, dass der mittlere Theil desselben von dem ventralen nicht sehr scharf gesondert ist, wenn er auch durch die Verdickung seiner dorsalen Wand und durch den Mangel an Nervenursprüngen deutlich genug charakterisirt ist (Taf. IX Fig. 18 und Taf. X Fig. 19 *G*¹, *G*²). Der dorsalste oder Augentheil des Ganglions stellt nun aber hier einen Körper von der Form eines Hufeisens vor, das sich nach dem Hinterende des Thieres zu öffnet (Taf. IX Fig. 17). Es ist nur mit den Enden seiner beiden Schenkel mit dem übrigen Ganglion verbunden (*N*), lagert mit seinen hinteren Partien demselben auf, überragt es aber mit seinem unpaaren Theil erheblich nach vorn zu. An beiden Hufeisenschenkeln sind nun die hinteren Enden stark verbreitert, die Verbindungsstellen beider mit dem

vorderen unpaaren Theil aber verhältnismäßig schmal. An den letzteren Punkten fehlt der Pigmentbelag, der sich sonst an der Oberfläche des Augentheils findet. Man unterscheidet in Folge dessen drei von einander gesonderte Pigmentlagen. Zwei derselben liegen der ventral gerichteten Oberfläche der Hufeisenschenkel an, eine vordere bekleidet die dorsale Fläche des unpaaren Hufeisentheils. Dieser Pigmentlage sitzen nun in einschichtiger Anordnung lange stab- oder keulenförmige pigmentfreie Sehzellen auf, die also mit ihren vom Pigment abgewandten Enden im vorderen Theil des Auges ventral und zum Theil auch vorwärts, im Bereich der Hufeisenschenkel aber im Wesentlichen dorsalwärts gerichtet sind (Fig. 17, 18, 19 *Rea*, *Rdl*). Trotzdem bilden die vorderen Theile der Retina die unmittelbare Fortsetzung der hinteren Theile derselben. Da nun aber die beiden hinteren Pigmentschichten nur bei jüngeren Individuen annähernd in einer Ebene liegen, bei größeren Thieren aber mit ihren medialen Rändern höher zu liegen kommen als mit den Außenrändern, also schief stehen, so sehen dann die ihnen aufsitzenden Zellen nach oben und seitwärts. Bisher habe ich einen kleinen, aber deutlich selbständigen Theil des Sehapparates unerwähnt gelassen (*Rp*). Dem hinteren Rand der vorderen Pigmentschicht sitzt dorsal eine kleine, flache Pigmentschale auf, deren nach hinten gerichtete Fläche eine Anzahl derselben gestreckten Sehzellen, wie sie sich im übrigen Auge finden, trägt¹. Wir haben schon oben kurz erwähnt, dass die Verbindung des Augentheils mit dem Ganglion an den Enden der beiden Hufeisenschenkel erfolgt. Unmittelbar an dem etwas eingebuchteten Hinterrand der letzteren erhebt sich nun jederseits von der Oberfläche des mittleren Theils des Ganglions ein Bündel von Nervenfasern und biegt sich auf die pigmentfreie Fläche der Hufeisenschenkel (Fig. 17 *N*). Man kann hier die Fasern oft in der Richtung nach vorn zu verlaufen sehen. Deutlicher werden sie erst wieder über den schmalen pigmentfreien Stellen des Sehapparates. Nach innen von den letzteren sieht man sogar einen großen Theil der Fasern frei, ohne Unterlage nach vorn verlaufen. Schließlich verschwinden sie am Hinterrand der vorderen Pigmentlage. Betrachten wir jetzt die Lagerung des gesammten Ganglions im Körper, so erkennen wir bald, dass dasselbe hier im Vergleich mit dem der beiden vorher besprochenen Formen eine Drehung um eine Querachse erfahren hat, eine Drehung, welche die Fläche, die

¹ Diese Sehzellengruppe wurde von Ussow (6) für eine Linse gehalten.

sonst nach vorn gerichtet ist, hier nach oben und vorn sehen lässt, und entsprechend den Augentheil, der bei *S. africana-maxima* ventralwärts geneigt war, hier in eine ganz horizontale Lage brachte (vgl. Fig. 18 und 19 mit Fig. 14).

Wir gehen jetzt zur Untersuchung der feineren Verhältnisse des Augentheils über und wollen uns hier zunächst mit den Sehzellen selbst beschäftigen. Dieselben stellen langgestreckte Elemente vor, deren Achsen auf das Pigment zu etwas konvergiren. An jeder unterscheidet man zwei Abschnitte (Taf. X Fig. 20). In dem, welcher stets dem Licht zugewandt ist, liegt der große runde Kern (κ) und außerdem regelmäßig ein oder zwei Phäosphären (ρ). Dieselben sind hier größer als der Kern, besitzen Kugel- oder Eiform und zeichnen sich durch ihr außerordentlich starkes Lichtbrechungsvermögen aus. Liegen zwei von ihnen in einer Zelle, so nehmen sie den Zellkern zwischen sich, indem die eine über, die andere unter ihm liegt (Fig. 20 *b*), existirt nur eine, so liegt sie entweder über oder unter dem Kern (*a, c*). Die unter dem Kern, d. h. dem Pigment näher gelegenen Phäosphären besitzen wohl stets mehr gestreckte Form, sie liegen mit ihrer Längsachse in der Längsachse der Zelle. Namentlich an den zwischen Kern und pigmentfreiem Ende der Zellen gelegenen Phäosphären ist es oft schwierig zu entscheiden, ob sie ganz von Protoplasma umschlossen oder demselben nur mit einem Theil ihrer Oberfläche eingelagert sind. Es scheint aber stets ein vollständiger, wenn auch stellenweise sehr dünner Überzug zu existiren. Das Protoplasma dieses Theils der Sehzellen nimmt Farbstoff ziemlich stark auf. Der zweite Abschnitt der Zellen, stets auf das Pigment zu gelegen, erscheint an gefärbten Präparaten viel heller als der vorher besprochene. Die ihm zugehörigen Theile der Zellwand sind bedeutend verdickt (*W*). Auch hier trifft die Verdickung besonders stark die vom Pigment entfernteren Theile der Wandung. Da nun also die beiden differenten Theile der lichtempfindlichen Elemente stets eine von der Lage der Pigmentschicht bestimmte Orientirung innerhalb der Retina haben, die Pigmentschicht aber an den beiden Hufeisenschenkeln die ventrale, am vordersten Theil des Augentheils dagegen die dorsale Oberfläche einnimmt, so ist die Lage der beiden Abschnitte der Sehzellen im hinteren Theil des Auges gerade umgekehrt wie im vorderen. Trotzdem schließt sich nun, wie schon oben erwähnt, die Retina der Hufeisenschenkel unmittelbar an die des vordersten unpaaren Theils des Hufeisens an. Die Grenze zwischen beiden Gebieten liegt jederseits in den kurzen,

pigmentfreien Zwischenstücken (Fig. 19). Die hinteren Elemente derselben haben ihre kernhaltigen Enden noch dorsalwärts gerichtet, in den vorderen Zellen sehen die kern- und pläosphärenhaltigen Theile bereits ventralwärts.

Es bleibt jetzt noch festzustellen, in welcher Weise die Innervirung der Zellen erfolgt: Wir haben oben gesehen, dass die beiden Nervenfasenstränge, welche die Verbindung zwischen Augenthcil und dem übrigen Ganglion herstellen, auf die dorsale, pigmentfreie Fläche der hinteren Theile der Hufeisenschenkel gelangen (Taf. X Fig. 19). Hier bilden sie, wie Querschnitte zeigen, jederseits eine flache, nach beiden Seiten an Mächtigkeit abnehmende Schicht, die zunächst den hier liegenden Schzellen Fasern abgibt. In diesem Theil der Retina (*Rdl*) empfängt also jede Zelle ihre Faser an ihrem dem Licht zugewandten Ende. Weiter vorn giebt jeder der Faserstränge ein Nervenbündel dorsal- und medianwärts ab, das an die Oberfläche der kleinen, nach hinten gerichteten Retina heraustritt und die Zellen hier im gleichen Sinn innervirt. Schließlich treten die Nervenfasern zu den ventral gerichteten Schzellen (*Rca*), indem sie zum Theil zwischen den hintersten Zellen der vordersten Pigmentlage hindurchtreten, und verbinden sich hier mit den vom Licht abgewandten Enden der Zellen, also mit dem kernlosen Theil derselben. Derselbe geht unter allmählicher Verjüngung in die Fibrille über.

In gewohnter Weise findet sich das Pigment auch hier in einer einfachen Lage besonderer Zellen aufgespeichert. Wie ich hier an jüngeren Exemplaren konstatiren konnte, beginnt die Ablagerung desselben in den der Retina zugewandten Theilen der Zelle (Fig. 18 und 19). Außerhalb der Schzellengruppen besitzt die Nervenfasermasse des Augentheils keinen kontinuierlichen Zellenüberzug.

Wenn wir von der eigenthümlichen Spaltung, die der Augenthcil der *S. pinnata* greg. in seinen hinteren Theilen erfahren hat, absehen, so finden wir hier nach Allem recht ähnliche Verhältnisse, wie sie sich bei den beiden vorher beschriebenen Formen ergaben. Der erheblichste Theil des Sehapparates ist auch hier an der ventralen Oberfläche des Augentheils zur Entwicklung gekommen, und trotzdem sehen die vorderen und hinteren Theile desselben nach entgegengesetzten Richtungen. Die Folge davon ist eben die eigenthümliche Differenz in der Innervirung und in der Schichtenfolge derselben. Die kleine dorsale Schzellengruppe schließlich werden

wir mit dem kleinen Haufen von Ganglienzellen, der bei *S. africana-maxima* an genau derselben Stelle liegt, homologisiren müssen.

Im mittleren Theil des Ganglions finden sich im Anschluss an die hintersten Sehzellen des Augentheils, in nächster Umgebung der Austrittsstelle der Sehnervenfaser, Zellen gelagert, die sich durch die Anwesenheit von Phäosphären als Sehzellen dokumentiren, aber nicht mehr die langgestreckte, sondern mehr rundliche oder polyedrische Form haben. Eine, gelegentlich auch zwei Gruppen von lichtempfindlichen Zellen findet sich schließlich merkwürdigerweise in der Hinterwand des Ganglions an der Grenze seines mittleren und unteren Theils (Fig. 17, 18 r). Jede dieser Gruppen stellt einen rundlichen Körper vor, gebildet von kurzen Zellen mit Phäosphären, die alle in ziemlich regelmäßiger radiärer Anordnung ihre etwas verjüngten Enden dem Inneren der Gruppe zuwenden. Die den centralen Partien angehörigen Theile der Zellmembranen haben auch hier eine Verdickung erfahren.

Es bleibt jetzt nur noch übrig, auf das Verhalten des Epithels einzugehen. Auch hier treffen wir eine, das Ganglion überwölbende Epithelkuppel. Der Augentheil liegt platt am Boden dieser Wölbung. Seine dorsal und nach hinten gewandten Elemente sehen somit in den Binnenraum derselben hinein (Fig. 18, 19). Der Rand der Glocke erscheint bei der Betrachtung des Ganzen von der Dorsalseite her als eine zarte Linie, die das Ganglion und Auge in einiger Entfernung umkreist (Fig. 17 E). Die hinteren Theile dieses Kontour sind nahezu halbkreisförmig und bleiben in allen Punkten in gleichem Abstand vom Ganglion. An dieser Stelle biegt der gewölbte Theil der Epidermis einfach nach außen in die umgebende Epidermis um. Nach vorn zu nähert sich aber die Linie allmählich dem Rande des Augentheils und berührt schließlich ganz vorn den Vorderrand desselben. Wie die Betrachtung von sagittalen Schnitten lehrt, schlägt sich hier die Epidermis in Form einer Duplikatur nach hinten ein, die, in horizontaler Richtung rückwärts verlaufend, bis in den vom Augentheil und übrigen Ganglion gebildeten Winkel reicht (Fig. 18 19). Die obere Lamelle dieser Duplikatur überzieht die ganze Ventralseite des Augentheils, also auch unmittelbar alle ventral- und vorwärts sehenden Sehzellen. Die ventrale Lamelle geht vorn in die Epidermis der Umgebung über. Beide Lamellen liegen unterhalb des Augentheils unmittelbar auf einander. Die sie zusammensetzenden Epithelzellen zeigen im Gegensatz zu den abgeplatteten Zellen der Wölbung und der übrigen Epidermis kubische Form. Nur ganz vorn,

dort, wo die obere Lamelle der Duplikatur in die Wölbung übergeht, besitzen sie in der Nähe der Medianebene cylindrische Form. Diese Stelle ist dabei schnabelartig nach vorn vorgebuchtet¹. Der Binnenraum der Wölbung ist nun nicht, wie bei *S. africa-maxima* solit., ein einheitlicher Blutsinus, vielmehr ist er von einem hellen Gewebe eingenommen, das den gleichen Charakter trägt, wie die Substanz des sogenannten inneren Mantels, und von Bluträumen durchzogen wird, die mit denen der Umgebung des Ganglions an der Hinterfläche des letzteren communiciren. Damit liegt nun kein Grund vor, der das Auge überziehenden Wölbung eine besondere optische Bedeutung zuzuschreiben. Wir haben keine Veranlassung, hier eine Differenz im Brechungsexponenten zwischen den durch die Cornea getrennten Medien anzunehmen; die ganze Anordnung der lichtpercipirenden Flächen ist schließlich derart, dass eine Wirkung der Cornea im Sinne einer Konkavlinse keinerlei Vortheil, sondern vielmehr Nachtheil für das Sehen bringen würde.

Zum Schluss muss ich noch einmal ganz besonders darauf aufmerksam machen, in wie vollkommener Weise hier die Peripherie des Thieres von dem Sehorgane beherrscht werde. Jedem Theil des Auges ist ein bestimmter Theil der Umgebung zugewiesen. Es scheint mir sogar die Ausbildung der Hufeisenform aus der jedenfalls primitiveren Kolbenform mit der ausgiebigen Specialisirung der verschiedenen Theile des Organs in Bezug auf die Blickrichtung in Zusammenhang zu stehen. Wir fanden auf jedem der beiden Hufeisenschenkel die Retina nach oben, aber zugleich auch nach der Seite gerichtet, der sie angehört. Es ist nun wohl sehr wahrscheinlich, dass die Entwicklung zweier entgegengesetzter Blickrichtungen, die an einem ursprünglich einheitlichen Sehapparat am hinteren Theil der Ventralseite des Augenkolbens erfolgte, zu einer entsprechenden Spaltung desselben, d. h. eben hier zur Ausbildung der Hufeisenform, geführt hat.

Wir gehen jetzt zur Untersuchung der *Salpa scutigera-confederata* Cuv.-Forsk. prol. greg. über. Wir finden auch hier die bekannten drei Theile des Ganglions deutlich von einander gesondert (Taf. X Fig. 22 G^1 , G^2 , G^3). Der dorsalste derselben, der

¹ Betrachtet man das Ganglion von der Dorsalseite her, so sieht man in Folge dessen vorn am Rande des Augentheiles einen kleinen, aus hohen Zellen bestehenden Hücker, der von F. TODARO (4) irrthümlicherweise als ein Geruchsorgan gedeutet wurde.

Augentheil (G^3), entspringt von dem mittleren Theil des Nervenknötens als ein dicker, stielartiger Fortsatz, der nach vorn unten und zugleich bei Thieren der rechten Kettenseite nach rechts, bei solchen der linken Kettenseite nach links gerichtet ist (vgl. pag. 272) (Taf. X Fig. 21 G^3). Derselbe endet vorn mit zwei rundlichen Anschwellungen, von denen die eine medianwärts, die andere lateralwärts vorspringt. Die erstere ist dabei zugleich etwas dorsaler gelegen und reicht etwas weiter nach vorn als die zweite. Beide besitzen an einem Theile ihrer Oberfläche einen Pigmentbelag und bestehen ihrer Hauptmasse nach aus großen, pigmentfreien, polyedrischen Zellen, die den bei *S. africana-maxima* sol. gefundenen Schzellen in hohem Maße gleichen. Die pigmentfreie Seite der medialen, dorsalen Anschwellung ist im Wesentlichen dorsal und etwas nach hinten, die der äußeren, ventralen Masse ventral und vorwärts gerichtet. Bei genauerer Untersuchung finden wir zunächst an dem hinteren stielförmigen Abschnitt des Augentheiles eine Fortsetzung der Centralfasermasse des übrigen Ganglions, die an ihrer Peripherie in der gewöhnlichen Weise mit einem Belag kleiner Ganglienzellen versehen ist. Vorn in der Nähe der beiden Anschwellungen ändern sich die Verhältnisse. Der periphere Ganglienzellenbelag hört auf. Die Nervenfasern sind in einer viel weitmaschigeren Weise mit einander verfilzt, und zwischen ihnen treten in reichlicher Menge kleine, runde, helle Kerne mit deutlichem Nucleolus auf. Wenden wir uns nun den beiden, dem Ende dieses Stieles ansitzenden runden Anschwellungen zu, so stellen wir zunächst fest, dass das sie bekleidende Pigment in einer einfachen Lage etwa kubischer Zellen liegt (Fig. 22). Die Hauptmasse machen, wie schon gesagt, die polyedrischen Zellen aus (Taf. X Fig. 23). Was die Form, das Verhalten der Membranen derselben betrifft, so kann ich ganz auf die bei der *S. africana-maxima* sol. gegebene Schilderung verweisen, und möchte nur noch erwähnen, dass hier die Lücken innerhalb der verdickten Zellwände besonders deutlich waren, und besonders oft in ihrem Inneren Gebilde, die ich als Querschnitte von intercellulär verlaufenden Nervenfibrillen deuten zu müssen glaube, vorkommen (Fig. 23 *b.L.w*). In jeder Zelle nun, stets nahezu central gelagert, finden wir eine Phäosphäre (p). Diese Körper sind hier im Vergleich zu den Zellen von ganz besonderer Größe. Sie verhalten sich Reagentien und Farbstoffen gegenüber ähnlich wie die Zellmembranen, übertreffen dieselben aber noch an Lichtbrechungsvermögen. Ihre Form ist verschieden; oft sind sie kugelig, in anderen Fällen mehr

eiförmig, oft stab- oder röhrenförmig, gelegentlich linsenförmig. Häufig nehmen die länglichen Phäosphären in der Nähe der Peripherie eine zu letzterer parallele Lage ein. Das Protoplasma bildet einen Belag an der Innenfläche der Zellmembran, der meist sehr geringe Stärke besitzt, und sammelt sich nur in der Umgebung des hellen, mit großem Nucleolus versehenen Kernes (ν) in größerer Masse an. Hier stößt an den Kern unmittelbar die Phäosphäre. Von dem ins Innere der Zelle hineinragenden Theil derselben, welcher wohl immer mit einem dünnen protoplasmatischen Belag versehen ist, ziehen nun in großer Menge regelmäßig radiär angeordnete, meist äußerst dünne Fädchen zu dem Wandbelag der Zelle hin. Die Phäosphäre ist hierdurch im Inneren der Zelle suspendirt. In der innersten Schicht des wandständigen Protoplasma finden sich stets kleine Körnchen eingelagert, und besonders oft inserirt sich einer der radiären Fäden an der Stelle eines solchen. Gelegentlich liegen einzelne Körnchen in dem Faden selbst. Die Verbindung der beiden Sehzellenmassen mit dem den Sehnerven vorstellenden Stiel erfolgt nun bei beiden an einer kleinen Stelle ihrer pigmentfreien Oberfläche und dicht am Rande der beiden Pigmentlagen (Fig. 22). Ventral von dem Endabschnitte des Stieles hängt die Sehzellenmasse der einen Seite mit der der anderen Seite zusammen. Oft besteht hier, gelegentlich auch noch an einer zweiten Stelle, ganz vorn, eine Verbindung zwischen den beiderseitigen Pigmentlagen. Die Verbindung der einzelnen großen Sehzellen mit je einer Nervenfaser nachzuweisen, ist mir hier nicht gelungen. Nach den Befunden an anderen Formen ist aber das Bestehen einer solchen nicht zweifelhaft. Die Bahnen für die Ausbreitung der Nervenfasern im Inneren der Sehzellenmasse glaube ich auch hier in den beschriebenen Zellwandlücken sehen zu müssen. Die Grenze der Sehzellenhaufen gegen die Nervenfasermasse ist übrigens keine ganz glatte und scharfe, indem man oft einzelne Sehzellen in das Innere der Fasersubstanz vorgeschoben sieht. Nicht selten trifft man sie vereinzelt an der Oberfläche des Stieles an. Schließlich findet sich stets eine Lage von ihnen oberflächlich in der Rindenschicht des mittleren Abschnittes des Ganglions (Fig. 21, 22 r). Sie fehlen hier nur ventral von der Ursprungsstelle des Augentheiles. Sie bilden hier eine höchstens drei Zellen dicke, nicht immer ganz kontinuierliche Schicht, deren Elemente senkrecht zur Oberfläche des Ganglions abgeplattet sind.

Es bleibt jetzt nur noch übrig, auf das Verhalten der Epidermis zum Nervenknotten näher einzugehen (Fig. 22 C). Es besteht vor dem

Ganglion eine Art Stufe im Epithel, die sich nach beiden Seiten aber allmählich ausgleicht. Die Epidermis biegt hier plötzlich ventralwärts um, läuft ein kleines Stück in dorso-ventraler Richtung, um bald wieder in horizontale Richtung überzugehen. In Folge dessen ist der Mantel vor dem Ganglion etwas dicker als direkt über oder vor demselben. An der Hinterfläche dieser dorso-ventral verlaufenden Epidermis liegt das Ganglion und hat einen Theil derselben mit seinem Augentheil bruchsackartig nach vorn gestülpt. Das Epithel liegt aber dem Augentheil nur im Bereich eines Theiles des Pigmentbelages an, sonst findet sich zwischen beiden ein mehr oder weniger großer Zwischenraum, der z. Th. faserige Züge, z. Th. eine dem äußeren Mantelgewebe ähnliche, aber zellenlose Substanz enthält. Es ist nicht ausgeschlossen, dass dieser Raum nur ein durch Schrumpfung des Mantels entstandenes Kunstprodukt ist. Die Zellen des Epithels sind in der nächsten Umgebung des Ganglions hoch cylindrisch und gehen peripherisch allmählich in platte Formen über. Auch an dem vom Auge vorgestülpten Theil der Epidermis haben die Zellen eine geringere Höhe.

Wir haben also hier bei der *S. scutigera-confoederata* greg. eine ganz besondere Vertheilung der lichtempfindlichen Elemente auf der Oberfläche des Augentheiles gefunden. Man kann die beiden kugeligen Sehzellenhaufen dieser Form mit keiner der Sehzellengruppen der drei anderen, bisher besprochenen Salpen homologisiren. Aber auch mit dieser Anordnung wird im Wesentlichen dasselbe erreicht wie in den anderen Fällen: eine Beherrschung sowohl der dorsalen als der ventralen Umgebung des Thieres. Im Übrigen ist noch besonders hervorzuheben, dass von den untersuchten Kettensalpen diese allein in dem pigmenthaltigen Theil ihres Auges polyedrische Sehzellen hat, dass ferner wieder hier außerhalb des Augentheiles Sehzellen in der Rindenschicht des Ganglions zur Entwicklung gekommen sind.

An letzter Stelle wollen wir *Salpa democretica-mucronata* Forsk. prol. greg. untersuchen. Zunächst stellen wir fest, dass der Schapparat auch hier von dem obersten der drei Theile, in welche das Ganglion in gewöhnlicher Weise zerfällt, zur Entwicklung gekommen ist (Taf. X Fig. 25, 26 G^1 , G^2 , G^3). Wir müssen aber hier gleich konstatiren, dass die Lage des Nervenknötens eine etwas andere ist als bei der *S. africana-maxima* greg. Die Fläche des Ganglions, welche bei letzterer Form nach vorn sieht, ist hier nach

vorn und unten gerichtet, und entsprechend die bei *S. africana-maxima* nach hinten gerichtete Fläche hier nach hinten und oben gewandt (vgl. Fig. 25, 26 mit Fig. 14). An dem Augentheil selbst unterscheidet man nun einen hinteren Abschnitt, der im Wesentlichen die Funktionen eines Schnerven besitzt, und weiter vorn drei Gruppen von Sehzellen, die sich an drei Pigmentlagen anschließen. In Folge der eben beschriebenen Differenz in der Orientirung des Ganglions von *S. africana-maxima* greg. und unserer Form ragt hier der Augentheil (G^3) weit steiler in der Richtung von hinten oben nach vorn unten, als es bei jener Art der Fall ist. Der hintere Abschnitt desselben ist ein stielartiges Gebilde. Es besteht aus einer centralen Fasermasse und einem dünnen, peripheren Ganglienzellenbelag, beide Theile in unmittelbarem Zusammenhang mit den gleichartigen Gebilden des mittleren Abschnittes des Ganglions. Die Pigmentlagen bestehen aus einer einfachen Schicht etwa kubischer Pigmentzellen. Zwei derselben gehören der nach hinten und unten gerichteten Fläche des Augentheiles (*R.v.I* und *R.v.II*), die dritte der Dorsalfläche oder vielmehr besser dem vorderen Ende desselben (*R.d*) an. Über ihre Form und ihre Lage zu einander und damit über die Lage der ihnen entsprechenden Sehzellengruppen orientirt man sich am besten an Totopräparaten. Betrachten wir an solchen das Ganglion von der Dorsalseite (Taf. IX Fig. 24), so sieht man die beiden ventralen Pigmenthaufen neben einander liegen (*R.v.I* und *R.v.II*), den dritten vor diesen beiden gelagert (*R.d*). Die eine der ventralen Pigmentlagen hat die Gestalt eines Ovals, dessen längerer Durchmesser quergestellt ist (*R.v.I*), die andere ist nahezu kreisförmig (*R.v.II*). Die vorderste Pigmentschicht ist etwa blattförmig (*R.d*), sie liegt etwas schief vor den beiden und gehört zum größten Theil derselben Seite an, wie der ovale hintere Pigmentfleck. Ich habe bis jetzt genauere Bezeichnungen der Körperhälfte, denen die einzelnen pigmentirten Gebilde angehören, nicht gegeben, weil auch hier ihre Lage je nach der Lage des betreffenden Thieres in der Kette verschieden ist. Der runde Pigmentfleck (*R.v.II*) liegt stets auf der dem Hinterende der Kette zugewandten Seite, bei Thieren der linken Kettenhälfte also rechts, bei solchen der rechten links. Daraus ergibt sich die Lage der beiden übrigen pigmentirten Theile von selbst. Der dem Augentheil zugekehrten Fläche jeder der drei Pigmentlagen sitzen nun in einer einfachen Schicht Sehzellen auf, die in hohem Maße denen der Solitärform gleichen. Es handelt sich um keulenförmige Elemente, die stets an ihrem, dem Licht zu-

gewandten Ende, das den Kern enthält, am dicksten sind und ihr dünneres Ende dem Pigment zukehren (Fig. 25 und 26). Ihre Zellmembranen erfahren in unmittelbarer Nähe der Pigmentschicht eine deutliche Verdickung. Phäosphären fehlen hier. Die Zellen besitzen ganz verschiedene Länge, sind aber dabei immer so angeordnet, dass die kürzesten am Rande der Gruppe stehen, gegen das Innere zu die Länge der Zellen allmählich zunimmt, so dass die centralsten Zellen die längsten sind. Auf Schnitten scheinen sie, etwa wie die Stäbe eines Fächers, neben einander zu stehen. Ihre Achsen divergiren also in der Richtung auf das Licht zu. Wir müssen jetzt die einzelnen Schzellengruppen noch etwas genauer betrachten. An der dem Vorderende des Augentheiles angehörigen Gruppe (Fig. 25 *R.d*) sieht die Pigmentschicht mit der die Schzellen tragenden Fläche dorsal- und rückwärts und bestimmt damit im Wesentlichen die Blickrichtung der ihr zugehörigen Schzellen. Die ventralsten derselben bilden nun mit ihren verdickten, dem Licht zugewandten Enden unmittelbar die vordere Begrenzung der Fasersubstanz des Augentheiles und empfangen hier ihre Nervenfibrillen. Die dorsal gelegenen Elemente stoßen nun aber nicht mehr an die Fasermasse selbst, sie sehen vielmehr frei nach außen. Die Verbindung dieser Zellen mit Nervenfasern kann nur so gedacht werden, dass Nervenfasern, die ich bei der Kleinheit der Verhältnisse allerdings nicht habe sicher nachweisen können, von der Centrifasermasse ausgehend, dorsalwärts über die gewölbte Oberfläche dieses Theiles des Sehapparates hin zu ihren Endzellen verlaufen. Die der ovalen Pigmentplatte zugehörige Retina (Fig. 25 *R.v.I*) sieht ziemlich genau nach vorn. Die hintersten oder dorsalsten ihrer Zellen schließen sich an die Rindenzellen des hinteren Augentheiles unmittelbar an, sie grenzen mit ihren vom Pigment abgewandten Enden an die Centrifasermasse, um hier auch ihre Nervenfasern aufzunehmen. Die ventralwärts sich an diese Zellen unmittelbar anschließenden Elemente stoßen mit ihren vorderen Enden fast an die nach hinten gerichteten Zellen der vorderen Schzellenmasse. Zwischen beiden kann man aber eine sie trennende Fortsetzung der Nervenfasermasse bemerken, die nach beiden Seiten hin gehörige Fibrillen enthält. Erst die ventrale, allerdings größere Hälfte von Schzellen sieht frei nach vorn. Auch hier war es mir nicht möglich, an ihrer freien Oberfläche die Nervenfasern wirklich nachzuweisen, die sicher hier als Fortsetzung der Fasersubstanz des Augentheiles zur Innervirung dieser Theile existiren müssen. Die dritte Schzellengruppe schließlich

(Fig. 26 *R.r.II*) ist nach vorn und unten gerichtet. Hier findet man an der ganzen dem Licht zugekehrten Fläche der Retina einen relativ dicken Überzug von Nervenfasern, welche die Sehzellen versorgen. Obgleich diese Nervenfasern auch aus der für alle drei Retinae gemeinsamen Fasermasse des Augentheiles stammen, hat der Endapparat sich hier eine gewisse Selbständigkeit gegenüber dem übrigen Augentheil erworben, indem er nicht, wenigstens annähernd, in der Richtung des Augentriebes lagert wie die andere ventrale Gruppe, sondern sich in einen Winkel von etwa 60° zu demselben stellt und dadurch die ihm eigenthümliche Blickrichtung erlangt.

Wie bei der Solitärform ist also durchweg das Nervenende der Sehzellen gleichzeitig das dem Licht zugekehrte Ende derselben. Außerhalb der drei beschriebenen Retinae finden sich hier Sehzellen nicht vor: das Verhalten der Epidermis schließlich ist sehr ähnlich dem bei *S. africana-maxima* greg., so dass ich hier von einer Beschreibung desselben absehen kann (Fig. 25 und 26 *C*).

Auch hier ist, wie im vorigen Fall, die Anordnung der lichtempfindlichen Apparate an der Oberfläche des Augentheiles eine für die Form absolut charakteristische. Es ist nicht möglich, eine der drei Sehzellengruppen mit solchen der anderen Salpen bestimmt zu homologisiren. Dabei ist aber auch hier ein weit ausgedehntes Gesichtsfeld sowohl auf der dorsalen wie ventralen Seite des Thieres erreicht worden.

Wenn wir jetzt die bei der Untersuchung der gregirten Salpen gewonnenen Resultate noch einmal überblicken, so ist zunächst hervorzuheben, dass der Sehapparat derselben an einem Theil des Nervenknottens zur Entwicklung kommt, der dem Augentheil der solitären Formen homolog ist. Er unterscheidet sich aber von diesem in seiner Form, indem er sich als ein gestielter Körper von dem mittleren Theil des Ganglions erhebt und von hier meist schräg nach vorn und unten ragt. Bestimmte Gruppen seiner Rindenzellen sind zu Sehzellen umgewandelt und die dadurch gebildeten Retinae mit einer Pigmentschicht versehen. Mit Ausnahme der *S. democratica-mucronata* greg. finden sich aber außerdem noch bestimmte pigmentfreie Anhäufungen lichtempfindlicher Elemente. In zwei Fällen sieht man sogar noch außerhalb des Augentheils in der Rindenschicht des Ganglions solche Haufen. Die Sehzellen weisen im Allgemeinen keinen wesentlichen Unterschied gegenüber den entsprechenden Elementen der Solitärformen auf. Auch hier findet man polyedrische

und langgestreckte Zellformen, auch hier bestehen die eigenthümlichen Verdickungen der Zellmembran, auch hier finden sich, wenigstens in vielen Fällen, Phäosphären im Innern der Zellen. Wieder werden wir ihnen und vielleicht auch den Zellwandverdickungen die Funktion von Stäbchen zusprechen müssen. Besonders erwähnenswerth ist, dass wir in zwei Fällen eine aus zwei differenten Zelllagen gebildete Retina vorfinden, in welcher stets ein Element der einen mit einem der anderen Schicht durch einen protoplasmatischen Strang in Verbindung zu stehen scheint. Die Mannigfaltigkeit in der Anordnung der Sehzellengruppen ist eine so große, dass es nur in drei Fällen (*S. africana-maxima*, *runcinata-fusiformis*, *pinnata greg.*) möglich ist, die einzelnen Gruppen zu homologisiren. Bei den beiden anderen Salpen werden andere, und bei beiden wieder verschiedene Theile der Rinde des Augentheils zu Schapparatzen verwandt. Wie bei den Solitärformen ist, wohl auch hier im Interesse der Lokalisationsfähigkeit, das Pigment stets in Zellen abgelagert, welche die Oberfläche des Augentheils bekleiden, und damit in Zusammenhang steht, dass im Allgemeinen das dem Licht zugewandte Ende der Sehzellen gleichzeitig das Nervenende derselben vorstellt. In drei Fällen (*S. africana-maxima*, *runcinata-fusiformis*, *pinnata*) finden wir aber eine Ausnahme hiervon: Im Anschluss an eine besondere Vertheilung des Pigments sieht hier die an der Ventralseite des Augentheils zur Entwicklung gekommene Retina mit ihrer hinteren Partie dorsal, mit ihrem vorderen Theil ventral, trotzdem beide Theile genau die gleiche Lage zur Nervenfasermasse haben und somit auch im gleichen Sinn innervirt werden. Während also im hinteren Theil der Retina die Sehzellen sich mit ihrem dem Licht zugewandten Ende mit den Nervenfibrillen verbinden, nehmen im vorderen Theil die Zellen die Fasern mit ihren vom Licht abgewandten Enden auf. Die eigenthümliche Schichtenfolge im Inneren der Retina richtet sich dabei nicht nach der Eintrittsstelle der Nervenfasern, sondern hängt von der Blickrichtung ab, so dass sie im hinteren Theil des Auges genau umgekehrt ist wie im vorderen.

Was schließlich die Leistungsfähigkeit des Schapparates der Kettensalpe betrifft, so gelten dafür im Wesentlichen die Bemerkungen, die ich über die funktionelle Bedeutung des Auges der Solitärsalpen gemacht habe (s. pag. 271). Es handelt sich um eine Einrichtung, die einmal ein äußerst ausgedehntes Gesichtsfeld beherrscht, zugleich aber, da die Anordnung des Pigments jeden Theil

der Retina einer bestimmten Blickrichtung vorbehält, eine annähernd genaue Lokalisation der Lichtquelle ermöglicht. Einen besonderen Hinweis verdient nun noch die eigenthümliche Differenz, die zwischen den Sehorganen der Solitär- und Kettensalpen besteht. Kurz ausgedrückt beruht dieselbe darauf, dass die Solitärform mit ihrer mit Pigment versehenen Retina hauptsächlich nur dorsalwärts, die Kettenform aber auch ventralwärts zu sehen im Stande ist. Die Nothwendigkeit einer derartigen Einrichtung für die Kettenform ergibt sich ohne Weiteres. Nehmen wir zunächst die gewöhnliche zweireihige Kette, so ist es selbstverständlich, dass die Kette nur dann zweckmäßig auf Lichtreize reagiren kann, wenn ihre beiden Reihen gleichzeitig davon betroffen werden. Nun wenden sich hier die Individuen der beiden Reihen gegenseitig ihre Bauchseiten zu und sind stets die Thiere der einen Reihe mit ihrer Rückenseite nach der Gegend gekehrt, der die Individuen der anderen Reihe ihre Bauchseite zuwenden. Wenn jetzt Lichtstrahlen, welche von der einen Salpenreihe mittels eines dorsalwärts gerichteten Sehapparates wahrgenommen werden, auch von der anderen Reihe empfunden und lokalisiert werden sollen, so braucht dieselbe eben eine ventralwärts sehende Retina. Die Fähigkeit sowohl dorsal- als ventralwärts zu sehen, ist also Bedingung für eine zweckmäßige Beeinflussung der Lokomotion der Kette durch das Sehorgan. Die Ausbildung eines hierzu geeigneten Apparates erforderte nun aber, dass der Augenthail sich als ein kolbiger Körper vom Ganglion erhob und dasselbe nach vorn überragte; dadurch wurde nämlich einerseits überhaupt der Platz für den nunmehr nach zwei Seiten gerichteten Apparat geschaffen, andererseits für die ventralwärts sehende Retina ein freies, nicht durch das dicke Ganglion gestörtes Gesichtsfeld geschaffen.

Augenscheinlich ist der Sehapparat das wichtigste Orientierungsmittel der Salpen über ihre Umgebung, über ihre Lage im Wasser, selbst über ihre Entfernung von der erhellten Meeresoberfläche, da ja die Intensität des von ihnen wahrgenommenen Lichtes im umgekehrten Verhältnis zu der Tiefe steht, in welcher sie sich befinden.

Wir haben nach Allem bei den Salpen einen Sehapparat vorgefunden, der erheblich von den sonst bekannten Augenbildungen abweicht¹. Am nächsten scheinen ihm noch die Augen der Ascidien-

¹ Es ist von USSOW (5, 6) und DOLLEY (11) auf Grund unzureichender Beobachtungen des Salpenauges mit dem zusammengesetzten Auge der Arthro-

larven und der Pyrosomen zu stehen. Beide stellen ja auch Differenzirungen der dorsalen Theile des Nervenknottens vor. Es liegt aber doch vor der Hand kein Grund vor, beide Organe mit dem Schapparat der Salpen zu homologisiren. Es bestehen sehr erhebliche Unterschiede zwischen ihnen. So liegt im Auge der Ascidienlarven das Pigment im Inneren der Gehirnblase, nicht an der Oberfläche derselben; man findet hier ferner lichtbrechende Körper, für die es bei den Salpen nichts Entsprechendes giebt. Dem Auge der Pyrosomen wird sogar eine Organisation zugeschrieben 6), die es dem Auge der Wirbelthiere ähnlich erscheinen lässt. Ich brauche schließlich gar nicht erst darauf hinzuweisen, dass das Salpenauge keine direkten Beziehungen zu den Augen der Wirbelthiere erkennen lässt. Die Verwandtschaft zwischen Tunikaten und Wirbelthieren äußert sich in Bezug auf das Sehorgan eben nur darin, dass in beiden Klassen der lichtempfindliche Apparat aus Theilen des Centralnervensystems hervorgeht¹.

Den 19. Mai 1892.

poden verglichen worden. Wenn auch vielfach die Sehzellen in ähnlicher Weise wie die Retinula des Arthropodenauges mit ihren Längsachsen nach dem Licht zu divergiren, so ist dieser Vergleich doch natürlich verfehlt, da die beiden Charakteristica des zusammengesetzten Arthropodenauges: Retinulabildung und Beziehung des äußeren Körperepithels zu diesen Retinulae, hier durchaus fehlen.

¹ Während des Druckes der vorliegenden Untersuchung erschien eine Arbeit von Herrn Prof. BÜTSCHLI: Einige Bemerkungen über die Augen der Salpen (Zool. Anzeiger. Bd. XV. Nr. 401), auf die ich kurz eingehen muss. Zunächst will ich hervorheben, dass BÜTSCHLI am Hufeisenauge der Solitärform von *S. dem.-muer.* den mittleren Abschnitt von den beiden seitlichen Armen nach der Innervation unterscheiden zu können glaubt, indem der erstere den Charakter eines nicht invertirten, die letzteren den eines invertirten Auges besitzen sollen. Diesen Zustand leitet BÜTSCHLI von dem primitiven Verhalten eines nicht invertirten Auges einer nicht näher bezeichneten Salpe durch bestimmte Drehungsvorgänge im Inneren der Retina ab. Das geschilderte Hufeisenauge soll sich nun bei anderen, nicht genannten Formen in drei Theile zerlegen, und zwar, entsprechend der Differenz in der Innervirungsweise seiner Abschnitte in ein unpaares, nicht invertirtes und zwei paarige invertirte Augen, ein Verhalten, das nun Beziehungen zu den drei Wirbelthieraugen erkennen lasse. Wie aus meiner Arbeit ersichtlich, besteht nun aber an dem Hufeisenauge der *Salpa dem.-muer.* kein Unterschied in der Innervirung zwischen den seitlichen Theilen und dem mittleren unpaaren Abschnitt, eben so wenig besteht ein solcher im BÜTSCHLI'schen Sinn bei irgend einem anderen, mir bekannt gewordenen Hufeisenauge. Es kann daher auch unmöglich, wie BÜTSCHLI denkt, der Zerfall eines solchen in drei Theile zur Entstehung eines unpaaren nicht invertirten und zweier paariger invertirter Augen führen. Eine derartige

Litteraturverzeichnis.

- 1) H. HUXLEY, Observations upon the anatomy and physiology of Salpa and Pyrosoma. 1851.
- 2) R. LEUCKART, Zoologische Untersuchungen: Zur Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Tunicaten. Gießen 1854.
- 3) A. AGASSIZ, Description of Salpa Cabotti Desor., in: Proceedings of the Boston Society of Nat. Hist. Vol. XI.
- 4) F. TODARO, Sopra lo sviluppo e l'anatomie delle Salpe. Roma 1875.
- 5) M. USSOW, Zoologisch-embryologische Untersuchungen. Die Mantelthiere. in: Archiv für Naturgeschichte. XLI. Jahrgang. Bd. I. 1875.
- 6) ——— Beiträge zur Kenntnis der Organe der Mantelthiere. in: Nachrichten der kaiserl. Gesellschaft für Naturwissenschaft. Anthropologie und Ethnographie. Moskau 1876 (Russisch).
- 7) W. SALENSKY, Über die embryonale Entwicklungsgeschichte der Salpen. in: Zeitschrift für wiss. Zoologie. XXVII. 1876.
- 8) A. HERDMANN, Report upon the Tunicata collected during the voyage of U. S. Challenger during the years 1873—1876. Part III.
- 9) W. SALENSKY, Neue Untersuchungen über die embryonale Entwicklung der Salpen. in: Mittheilungen aus der Zool. Station zu Neapel. Bd. IV. 1883.
- 10) O. SEELIGER, Die Knospung der Salpen. in: Jenaische Zeitschr. Bd. XIX. 1886.
- 11) CHAS. S. DOLLEY, On the Histology of Salpa. in: Proceedings of the Academy of Natur. Sciences of Philadelphia. Part III. 1887.
- 12) C. VOGT et E. YUNG, Traité d'anatomie comparée pratique.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel VIII—X.

Abkürzungen:

- A* Augenkammer,
C Cornea,
F Ringfalte der Epidermis um das Ganglion der *S. africana-maxima* sol.,
*G*¹ ventralster Theil } des Ganglions,
*G*² mittlerer Theil }

Anordnung findet sich schließlich überhaupt bei keiner einzigen Salpe vor, so weit wenigstens meine, sich über zehn Formen erstreckende Erfahrung reicht. Ich muss es also nach Allem für unmöglich erklären, solche Beziehungen, wie BÜTSCHLI es will, zwischen den Augen der Salpen und denen der Wirbelthiere finden zu wollen.

*G*³ Augentheil des Ganglions,
G^{3h} Hörner des Augentheiles,
Gr Ringfurche um das Ganglion der *S. africana-maxima* sol.,
R mit Pigment versehene Retina,
S Blutsinus an der Außenseite des Augentheiles,
n Zellkern,
p Phäosphäre,
r pigmentfreie Anhäufung von Sehzellen,
w verdickte Zellwand.

In allen Figuren ist das Pigment braun gehalten. Sämmtliche Figuren sind mit der Camera gezeichnet.

Fig. 1—6. *Salpa africana-maxima* Forsk. prol. sol.

Fig. 1. Ansicht des Ganglions mit dem Schapparat von der Dorsalseite her. Den Kontour des ventralen Theiles des Ganglions bezeichnet *a*, den des mittleren Theiles desselben *b*. Dieser Theil trägt dorsal den Augentheil des Ganglions mit seinen beiden Hörnern *G*^{3h}. Auf letzteren sieht man polyedrische Sehzellen. An dem Hufeisenaugen selbst erkennt man die Anordnung des Pigmentes in Form einer Hohlrinne. In die vordersten Enden der Rinne kann man hineinsehen und erblickt darin die Sehzellen. Hinten sieht man auf den dorsal und rückwärts gerichteten Theil ihrer Wand und erkennt, dass die Sehzellenmasse den Rand der Rinne überragt. Durch die Art der Schattirung wurde versucht, den Abfall des Augentheiles von der Höhe des Hufeisenauges nach vorn und medianwärts darzustellen. In der Umgebung des Augentheiles sieht man den optischen Horizontalschnitt der Cornea (*C*). Die kreisförmige Linie *Gr* bezeichnet den Verlauf der Ringfurche, *F* den oberen Rand der Ringfalte der Epidermis. HARTNACK Syst. 3. Oc. II.

Fig. 2. Sagittalschnitt durch das Ganglion. HARTNACK 3. II.

Fig. 3. Querschnitt durch das Ganglion im Bereich der hinteren Kommunikationsstelle zwischen der Centrafasermasse des Augentheiles und der des mittleren Theiles des Ganglions (bei *a*). HARTNACK 3. II.

Fig. 4. Querschnitt durch das Ganglion, weiter vorn als in Fig. 3, im Bereich der beiden vorderen Kommunikationsstellen zwischen Centrafasermasse des Augentheiles und der des mittleren Theiles des Ganglions (bei *a*). HARTNACK 3. II.

Fig. 5. Querschnitt durch die beiden Hörner des Augentheiles mit den ihnen zugehörigen Theilen des Hufeisenauges und einem starken Belag von Sehzellen (*p*²). HARTNACK 3. II.

Fig. 6. Einzelne Sehzellen aus dem Hufeisenaugen. HARTNACK 9. III.

Fig. 7. *Salpa runcinata-fusiformis* Cham.-Cuv. prol. sol. Querschnitt durch einen Schenkel des Hufeisenauges. HARTNACK 9. III.

Fig. 8. *Salpa pinnata* Forsk. prol. sol. Embryo. Querschnitt durch ein Horn des Augentheiles. *Gz* kleine Ganglienzellen der Rinde. *Nf* centrale Nervenfasermasse. HARTNACK 7. III.

Fig. 9. *Salpa pinnata* Forsk. prol. sol. Einzelne keulenförmige Sehzelle. HARTNACK 9. III.

Fig. 10. *Salpa democratica-mucronata* Forsk. prol. sol. Ansicht von Ganglion und Auge von oben und etwas von hinten. Die dem hufeisenförmigen

Pigmentbelag des Augentheiles aufsitzenden Schzellen (*R*) füllen den Raum, der seitlich und hinten vom Pigment begrenzt wird, fast vollkommen aus. Die Enden der ventralsten Schzellen sind noch am unteren Rand der Pigmentlage sichtbar. An die Innenfläche der Pigmentschicht schließt sich eine etwas dunkler gehaltene Zone, die den Bereich der Wandverdickung der Schzellen vorstellt. Die Zeichnung soll schließlich noch das Übertreten des Augentheiles über seine Verbindungsstelle mit dem übrigen Ganglion darstellen. HARTNACK 5. III.

- Fig. 11. Dasselbe Präparat wie in Fig. 10. Die Figur stellt einen optischen Horizontalschnitt durch ventraler gelegene Theile der Retina vor, die in Fig. 10 nicht mit eingezeichnet wurden, um das Bild nicht zu verwirren. Die Pigmentschicht ist körperlich gezeichnet. Man sieht, wie die Retinazellen, die den vorderen Enden der nach innen gebogenen Schenkel des Pigmenthufeisens aufsitzen, auf Zellen zustreben, die den ventralen Theilen des hinteren Pigmentschildes angehören. *R.W* Zone der verdickten Zellwände.
- Fig. 12. *S. dem.-muer. sol.* Sagittalschnitt durch das Ganglion, etwas seitlich von der Medianebene. Die der hinteren Wand des Augentheiles angehörigen Schzellen sind im Längsschnitt, die dem einen Seitenthail desselben zugehörigen Schzellen im Querschnitt getroffen (vgl. Fig. 10). HARTNACK 7. III.
- Fig. 13. *Salpa africana-maxima* Forsk. prol. greg. Ansicht des Ganglions von der Dorsalseite (Thier der linken Kettenseite). Man erkennt die Ringform des Pigmentbelages an dem kolbenförmigen Augenthail des Ganglions. HARTNACK 3. II.
- Fig. 14. *Salpa africana-maxima* Forsk. prol. greg. Sagittalschnitt durch das Ganglion. Im Augenthail erkennt man die Dreischichtigkeit der Retina. *R*¹ Schicht der großen Zellen. *R*² Schicht der kleinen Zellen. *R*³ Mittelschicht. HARTNACK 3. III.
- Fig. 15. *Salpa africana-maxima* Forsk. prol. greg. Schnitt senkrecht zu den Verbindungssträngen zwischen den großen und kleinen Zellen der Retina. *w* die verdickten Zellwände.
- Fig. 16. *Salpa runcinata-fusiformis* Cham.-Cuv. prol. greg. Querschnitt durch den hinteren, dorsal gerichteten Theil der Retina. *Nf* Nervenfasermasse. HARTNACK 9. II.
- Fig. 17. *Salpa pinnata* Forsk. prol. greg. Ansicht des Ganglions von der Dorsalseite. An dem hufeisenförmigen Augenthail erkennt man die verschiedene Blickrichtung seiner Theile. *R.d.l* sieht dorsal- und zugleich lateralwärts. *R.v.a* ventralwärts und nach vorn. *R.p* nach hinten. Bei *N* Verbindung des Augentheiles mit dem übrigen Ganglion. *r* pigmentfreie Schzellengruppen. *E* Rand der Cornealwölbung. HARTNACK 3. II.
- Fig. 18. *Salpa pinnata* Forsk. prol. greg. Nahezu medianer Sagittalschnitt durch das Ganglion. Bezeichnungen wie in Fig. 17. HARTNACK 3. III.
- Fig. 19. *Salpa pinnata* Forsk. prol. greg. Sagittalschnitt durch das Ganglion, der die Verbindung zwischen Augenthail und mittlerem Theil des Ganglions zeigt. *Nf* Nervenfaserschicht. Sonst Bezeichnungen wie in Fig. 17. HARTNACK 3. III.

- Fig. 20. *Salpa pinnata* Forsk. prol. greg. Isolierte Sehzellen mit verschiedener Lage der Phäosphären. HARTNACK 9. III.
- Fig. 21. *Salpa scutigera-confoederata* Cuv.-Forsk. prol. greg. Ansicht des Ganglions von der Dorsalseite (Thier der rechten Kettenseite). Man unterscheidet an dem Augentheil (G^3) deutlich den hinteren stielartigen Theil und die beiden kolbigen Anschwellungen vorn, von denen die eine dem Beschauer ihre pigmentfreie, die andere ihre pigmentbedeckte Seite zuwendet. r Sehzellenlage im mittleren Theil des Ganglions. HARTNACK 3. II.
- Fig. 22. *Salpa scutigera-confoederata* Cuv.-Forsk. prol. greg. Sagittalschnitt durch das Ganglion. Der Schnitt hat die dorsalwärts und nach hinten sehende Sehzellenmasse ($R.d$) ausgiebig getroffen, die andere nur gestreift ($R.v$). In den Sehzellen große Phäosphären. r Sehzellen im mittleren Theil des Ganglions (G^2). HARTNACK 3. III.
- Fig. 23. *Salpa scutigera-confoederata* Cuv.-Forsk. prol. greg. Phäosphärenhaltige Sehzellen mit stark verdickter Wand (w). In 23 b bei $L.w$ Lücke in in der Zellwand. HARTNACK 9. III.
- Fig. 24. *Salpa democratica-mucronata* Forsk. prol. greg. Ansicht des Ganglions eines Thieres der rechten Kettenseite von der Dorsalseite und etwas von hinten. Die drei Sehzellengruppen erscheinen hier in Folge der aus Fig. 25 ersichtlichen Lage des Augentheiles zum Ganglion zum größten Theil von letzterem bedeckt. Nur ein Theil der dorsal- und rückwärts sehenden Retina ($R.d$) ist frei sichtbar. $R.v.I$ und $R.v.II$ die beiden ventralen Retinae. HARTNACK 7. II.
- Fig. 25. *Salpa democratica-mucronata* Forsk. prol. greg. Sagittalschnitt durch das Ganglion. Am Augentheil (G^3) sind von den in Fig. 24 gezeichneten Sehzellengruppen, die mit $R.d$ und $R.v.I$ bezeichneten, sichtbar. HARTNACK 9. III.
- Fig. 26. *Salpa democratica-mucronata* Forsk. prol. greg. Sagittalschnitt durch das Ganglion, enthält die in Fig. 24 mit $R.v.II$ bezeichnete Retina. Nf der Nervenfasermasse des Augentheiles (G^3) angehörige, die Sehzellen versorgende Schicht von Nervenfibrillen. HARTNACK 9. III.

Fig 1

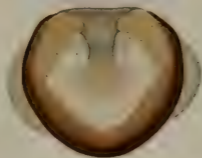


Fig 6

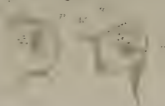


Fig 15



Fig 9



Fig 2



Fig 3



Fig 8

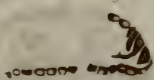
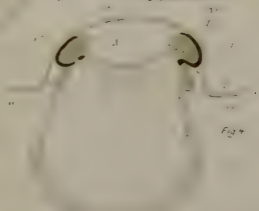


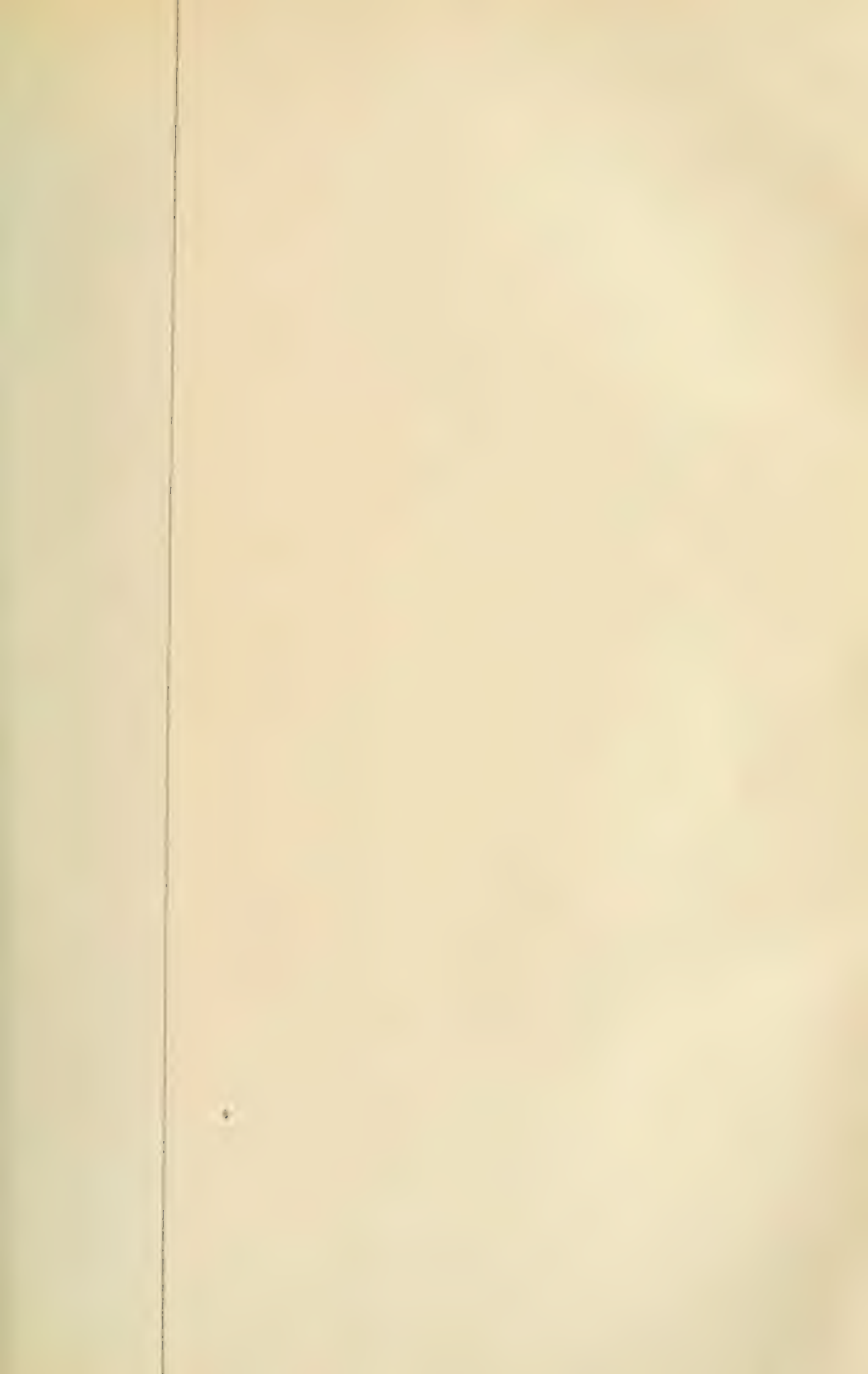
Fig 7



Fig 4







Nf. R d L

Fig 19.

Fig. 22

Fig 21
S. acut. cond. sp. egg

Fig 25.

Fig 23

Fig 20

Fig 26

Fig 23

Beiträge zur Morphologie der Hirnvenen der Amphibien.

Von

Dr. Hugo Rex,

Docent und Prosektor am deutschen anatomischen Institut in Prag.

Mit Tafel XI.

In der weiteren Fortsetzung meiner Untersuchungen über die Phylogenie der Sinus durae matris¹ wandte ich mich den Amphibien zu. Vorher hatte ich die von mir seiner Zeit in Neapel injicirten Teleostier untersucht, stand jedoch von einer genaueren Bearbeitung derselben aus dem Grunde ab, weil die einschlägigen Verhältnisse bei den Teleostiern keine Förderung meiner Aufgabe in Aussicht stellten. Das Missverhältnis zwischen den Dimensionen des Gehirns und der Schädelhöhle hat gleich wie bei den Selachiern das Fehlen von sinusartigen Einrichtungen zur Folge. Die Eigenthümlichkeiten des Baues des Knochenfischgehirns kehren bei den höher organisirten Vertebraten nicht wieder und stellen keine Vermittlung zwischen den Verhältnissen bei diesen und jenen so einfachen bei den Selachiern dar. Dasselbe gilt auch von den Hirnvenen.

Als ich bei den Amphibien im Bereiche der Hirnvenen so viele Anknüpfungspunkte an jene der Selachier auffand, schritt ich unverzüglich an die genauere Untersuchung derselben; die gewonnenen Resultate dürften es gestatten, die Frage der Stammesgeschichte der Sinus durae matris zu fördern.

Urodelen und Anuren zeigen so ziemlich das gleiche Verhalten

¹ H. REX, Beiträge zur Morphologie der Hirnvenen der Elasmobranchier. Morphol. Jahrbuch. Bd. XVII. 1891.

der Hirnvenen; allein nur bei den ersteren haben dieselben ihre Beziehungen zur Dura bewahrt. Die außerordentliche Entwicklung des Saccus endolymphaticus der Anuren (C. HASSE¹, A. COGGI²) hat auch das Verhalten der Hirnvenen derselben zur Dura gänzlich umgestaltet.

Diese Eigenthümlichkeit erheischt getrennte Besprechung der Befunde bei Urodelen und Anuren. Hieran möge sich der Vergleich der Hirnvenen der Amphibien mit jenen der Selachier und schließlich die Darlegung der Verwerthung der Verhältnisse bei den Urodelen für die Lösung der uns interessirenden Frage knüpfen.

A. Anatomie der Hirnvenen der Amphibien.

I. Urodelen.

Ich untersuchte *Triton cristatus* und *Salamandra maculata*. Die Darstellung nimmt ausschließlich auf den Befund bei *Triton* Rücksicht. Auf *Salamandra* komme ich später zurück.

Das Missverhältnis zwischen den Dimensionen des Gehirns und der Schädelhöhle, welches sich bei den Fischen vorfindet, entfällt bei den Amphibien. Das Hirnrohr füllt die Schädelhöhle ziemlich genau aus; vorhandene Incongruenzen werden durch die Meningen und den Saccus endolymphaticus ausgeglichen. Zunächst sei die Anatomie dieser Gebilde in Besprechung gezogen.

1) Die Meningen und der Saccus endolymphaticus.

Die zarte, durchsichtige Dura mater zeigt keine Falten und Fortsätze; sie ist die Trägerin zahlreicher starker, mit einander anastomosirender Venen. Die dorsale Fläche des Nodus chorioideus (Adergeflechtknoten der Aut.), der caudale Abschnitt der gleichen Fläche der Plexusplatte der Tela chorioidea posterior und ein Theil des Ventralrandes der Hypophysis sind mit den benachbarten Abschnitten der Innenfläche der Dura verwachsen; dessgleichen auch die Außenfläche des Saccus endolymphaticus.

¹ C. HASSE, Anatomische Studien. I. Bd. XIX. Die Lymphbahnen des inneren Ohres der Wirbelthiere. Leipzig 1873.

² A. COGGI, 1) Über die sogenannten Kalksäckchen an den Spinalganglien des Frosches und ihre Beziehungen zum Ductus endolymphaticus. Anatom. Anzeiger. V. Jahrgang. 1890. pag. 177. Vorl. Mittheilung. — 2) I Sacchetti calcari ganglionari e l'acquedotto del vestibolo nelle Rane. Reale accademia dei lincei (Anno CCLXXXVI 1889). Roma 1890.

Über die Pia habe ich nichts Bemerkenswerthes mitzutheilen.

Bei den Amphibien findet sich auch schon eine Arachnoidea vor. Anfänglich wäre dieselbe meiner Beobachtung fast entgangen. Sie stellt ein äußerst zartes dünnes Häutchen dar, welches das Hirn wie ein eng angeschmiegtter Sack umhüllt. Stellenweise fand ich die Arachnoidea verdickt, namentlich dort, wo dieselbe über Grübchen und Spalten des Hirnrohres hinwegzieht. Eine Unterbrechung erfährt der Arachnoidealsack im Bereiche des Nodus chorioides und der Plexusplatte des vierten Ventrikels. Über seine Verbindungen mit diesen Abschnitten konnte ich mich genau orientiren. Die Existenz eines Subduralraumes muss ich als sicher annehmen, während mir jene eines Subarachnoidealraumes sehr zweifelhaft erscheint.

Nun zum Saccus endolymphaticus. Sein Studium wird durch Behandlung mit 5% iger Salpetersäurelösung sehr erleichtert: der Otolithenbrei löst sich unter Gasentwicklung auf, gleichzeitig wird aber durch die letztere die Wandung des Sackes aufgebläht und kann nun leicht in situ gehärtet werden. So gelingt es leicht, seine einzelnen Divertikel zur Anschauung zu bringen. Gleich wie bei Siredon und den Anuren (C. HASSE l. c.) lagerte der Sack wohl auch bei Triton und Salamandra in larvaler Zeit subdural; beim erwachsenen Thier kann man dies nicht mehr erkennen, denn die äußere Wand des Sackes ist mit der Dura verbunden. Die innere Wand des Sackes sieht frei in den Subduralraum mit Ausnahme der Pars media (HASSE), welche mit dem vordersten Abschnitte der Plexusplatte des vierten Ventrikels verlöthet zu sein scheint (s. Fig. 7 S.e.).

Zur Orientirung des Lesers möchte ich einige Punkte aus der ausgezeichneten Beschreibung des Saccus, welche C. HASSE gegeben hat, hervorheben. Der vordere Rand der Pars media rahmt den caudalen Abhang des Corpus opticum ein (s. Fig. 1 S.e.: seine Partes laterales flankiren die Seitenfläche des Mittelhirns und lagern den Wurzeln und dem Ganglion des Trigeminus auf (s. Fig. 1. 2 S.e.). Sodann erstreckt sich noch eine Fortsetzung der Pars lateralis zwischen Trigeminus und Gehirn ventromedialwärts herab: stets längs der Dura fortschreitend erreicht dieselbe den seitlichen Rand der Hypophysis (s. Fig. 2 S.e.).

2) Die Hirnvenen.

Dieselben treten nach ihrer endgültigen Formirung in die Dura über. Hierdurch werden einzelne bestimmte

Duralvenen zum Range besonderer Bahnen erhoben und stellen die erste Anlage von Sinus durae matris dar.

Den Sammelpunkt der Venen des Vorder- und Zwischenhirns stellt der Abkömmling der Zwischenhirndecke, der Nodus chorioideus, dar. Seine dorsale Fläche ist mit der Dura verwachsen; sein ventraler, stark verjüngter Abschnitt ragt in den vordersten Abschnitt der Zwischenhirnhöhle hinein, ihm gegenüber liegt die Lamina terminalis und die Commissur der Hemisphären (s. Fig. 6 *N*). Ein mit Nelkenöl behandeltes Injektionspräparat des Nodus lässt leicht dessen Aufbau aus einem dichten Venenplexus (BURCKHARDT's¹ Pl. chor. sup.) erkennen. Getrennt werden die einzelnen Venen durch Fortsätze der epithelialen Zwischenhirndecke.

Der Nodus chorioideus steht mit folgenden Venen in Verbindung:

1) Mit den Plexus chorioidei der Hemisphären. Die annähernd trapezförmige Platte jedes dieser Plexus schmiegt sich der medialen Wand des Seitenventrikels an. Ihr freier Rand ist vielfach gekerbt, namentlich ihr vorderer Abschnitt entsendet eingerollte, blattartige Fortsätze, welche spiralig gedrehte Venenschlingen enthalten. Unmittelbar nach dem Austritte aus dem Foramen Monroi verschmelzen beide Plexusstiele zu einem platten Venenknäuel, mit dessen ventralem Abschnitt ein kleiner, im Recessus praeopticus lagernder Plexus chorioideus durch einen dünnen Stiel in Verbindung steht (BURCKHARDT's Plexus chorioideus inferior (s. Fig. 5 und 6 *Pl.ch.l* und *Pl.ch.*). Aus dem hinteren Abschnitte dieses Venenknäuels treten zwei bis drei Venen hervor, welche sich in die vordere Peripherie des ventralen Endstückes des Nodus chorioideus einsenken.

2) Mit dem Plexus chorioideus des Zwischenhirns (BURCKHARDT's Plexus medius). Derselbe ist länglich, beiderseits etwas abgeplattet; sein Endstück ist verjüngt. Er lagert in dem dorsalen Abschnitt der Zwischenhirnhöhle und ragt auch noch in die Mittelhirnhöhle hinein. Ich vermuthe, dass es sich um eine Gefäßplatte handelt, welche sich mit der mächtigen Entwicklung ihrer Gefäße in dem ihr zugewiesenen engen Raume allmählich faltete. Die Verbindung dieses Plexus mit dem Nodus vermittelt ein dünner Stiel (s. Fig. 5 und 6 *Pl.ch.d.Z*).

3) Mit den dorsomedianen Vorderhirnvenen und dem Sinus sagittalis. Als dorsomediane Vorderhirnvenen bezeichne

¹ R. BURCKHARDT, Untersuchungen am Hirn und Geruchsorgan von Triton und Ichthyophis. Zeitschrift für wiss. Zoologie. Bd. LII. Heft 3. 1891.

ich zwei Venenstämme, welche aus der Mantelspalte dorsalwärts emportauchen. Beide wurzeln in der medialen und ventralen Wand der Hemisphären und der Riechlappen. Die vordere zeigt ein interessantes Verhalten. Sie tritt aus der Mantelspalte hervor, durchsetzt den Subduralraum und tritt in die Dura über, innerhalb welcher sie mit anderen Duralvenen in Verbindung steht und dem Nodus chorioideus zustrebt. Diesem duralen Abschnitte der vorderen dorsomedianen Vorderhirnvene ist gleich wie dem cerebralen die Wiederkehr derselben topischen Verhältnisse zu eigen und er wird hierdurch zum Range eines Sinus erhoben.

Derselbe sei Sinus sagittalis genannt. Ist er wohl ausgebildet, so nimmt er im Bereiche des vorderen Abschnittes des Duralsackes seinen Ursprung aus der Vereinigung kleinerer Duralvenen, um sodann in der Dura dorsomedian caudalwärts ziehend den Nodus chorioideus zu erreichen, mit dessen Venen er sich verbindet (s. Fig. 1, 2, 6 *S.s. dm.V.r*). Sein Kaliber ist äußerst schwankend und hängt von der Mächtigkeit der ihm aufsuchenden dorsomedianen Vorderhirnvene ab. Mangelt die vordere Vene, so findet sich statt des Sinus eine einfache zarte Duralvene vor.

Die hintere dorsomediane Vorderhirnvene zieht knapp vor der vorderen Wand des Ventriculus communis zum Nodus chorioideus empor (s. Fig. 6 *dm.V.v*).

4) Mitunter auch mit dorsalen Vorderhirnvenen (s. Fig. 3 *d.V.V*).

Der Blureichthum des Nodus chorioideus wird zwei starken Duralvenen übermittelt, welche aus der hinteren Peripherie seines Dorsalabschnittes ihren Ursprung nehmen. Sie ziehen schräg nach außen und hinten, mit der Mediane den gleichen Winkel einschließend, erreichen den Saccus endolymphaticus und lösen sich in das dichte Venengeflecht seiner Wandung auf. Diese Auflösung erfolgt vornehmlich in der dorsalen und vorderen Wand des Sackes. Die beiden eben beschriebenen, stets wiederkehrenden Duralvenen seien als Sinus obliqui bezeichnet (s. Fig. 1, 7 *S.o*).

In diesem Venengeflecht des Saccus endolymphaticus wurzelt der Sinus jugularis, ein starkes Gefäßrohr, welches nach kurzem Verlaufe innerhalb der Dura das Foramen jugulare aufsucht, um mit dem Glossopharyngeus und Vagus die Schädelhöhle zu verlassen. Die Wurzeln dieses Sinus liegen vornehmlich in der ventralen Wand des Seitentheiles des Sackes. Präparirt man das Mittelstück des Sackes von der Plexusplatte des vierten Ventrikels ab, so übersieht man die

Hauptwurzeln des Sinus jugularis: sie stammen aus dem mächtigen dichten Venengeflecht der Plexusplatte (s. Fig. 1, 3 und 7 S₇).

Jene Venen des Vorder- und Zwischenhirns, welche nicht mit dem Nodus chorioideus in Verbindung stehen, treten vom Hirnröhre ab und suchen nach recht kurzem freien Verlauf innerhalb des Subduralraumes die Dura auf, um sich innerhalb derselben sofort mit einer Duralvene zu verbinden oder selbständig caudalwärts weiter zu ziehen, und schließlich gleichfalls in eine Duralvene einzumünden. In letzterem Falle wird also durch den Übertritt einer Hirnvene in die Dura förmlich eine neue Duralbahn geschaffen. Venen, welche diesen eigenthümlichen Verlauf zeigen, finden sich in größerer Menge vor. Sie stammen von der dorsalen Wand der Hemisphären, von den caudalen Abhängen derselben, ferner von der ventralen Wand des Zwischenhirns und der lateralen des Mittelhirns (s. Fig. 3 und 4 d. I. I. I. Z. I. Z. + M). Die letztgenannten Bahnen biegen nach ihrem Austritt aus dem Gehirn spitzwinkelig um und erreichen sodann caudalwärts ziehend die Dura.

Nicht selten münden die Venen vom Vorderhirn auch in den Sinus obliquus ihrer Seite ein.

Andere Venen verbinden sich mit den Venengeflechten der Plexusplatte des vierten Ventrikels. Es sind folgende:

1) Basale Venen, eine vordere und eine hintere (s. Fig. 4 Vb). Sie wurzeln in der ventralen Wand des Mittel-, Hinter- und Nachhirns. Die vordere zieht zwischen den Trigeminiwurzeln und dem Hinterhirn, die hintere zwischen den Wurzeln des Glossopharyngeo vagus zum seitlichen Rande der Plexusplatte empor.

2) Venen vom Corpus opticum (s. Fig. 3). Eine derselben lagert dorsomedian, andere wurzeln in dem caudalen Abhang dieses Hirntheiles. Diese Venen senken sich in den vorderen Rand der Plexusplatte ein.

3) Die Randvene der Rautengrube (s. Fig. 3 Vt). Sie umsäumt den Rand des von der Plexusplatte nicht bedeckten caudalen Abschnittes der Rautengrube und mündet in die hintere basale Vene knapp vor deren Vereinigung mit den Venen der Plexusplatte ein.

Die Mächtigkeit der Venen der Hypophysis entspricht keineswegs dem Blutreichthume dieses Organs. Vom Seitenrande des drüsigen Abschnittes geht beiderseits eine Vene ab, welche quer lateralwärts ziehend in eine der benachbarten Venen des Geflechtes des Saccus endolymphaticus einmündet.

Schließlich sei darauf hingewiesen, dass auch längs des Opticus, Trochlearis und Trigeminus zarte Venenstämmchen die Schädelhöhle verlassen.

Bei *Salamandra maculata* finden sich fast die gleichen Verhältnisse der Hirnvenen wie bei Triton bis auf die Eigenthümlichkeit, dass fast das gesammte Hirnvenenblut mit dem Trigeminus aus der Schädelhöhle austritt und der Sinus jugularis ein schwaches Gefäß darstellt. Dem entsprechend ist auch die Anordnung des Venengeflechtes des Saccus endolymphaticus modificirt. Diese Eigenthümlichkeit findet sich bei Triton angedeutet: ich beschrieb oben Venen, welche längs des Trigeminus aus der Schädelhöhle austreten. Sonst weist *Salamandra* in manchen Beziehungen einfachere Verhältnisse der Hirnvenen auf als Triton; allein mit Rücksicht auf die mächtige Jugularbahn möchte ich das Verhalten der Hirnvenen von Triton als das primitivere auffassen, indem ich darin einen Anschluss an die Selachier erblicke.

II. Anuren.

Ich untersuchte folgende Species:

Rana temporaria,

Bombinator igneus,

Rana esculenta,

Pelobates fuscus,

Hyla arborea,

Bufo vulgaris.

Noch mehr als bei den Urodelen beeinflusst der Saccus endolymphaticus bei den Anuren vermöge seiner mächtigen Entwicklung die Beziehungen der Hirnvenen zur Dura. Der Saccus nimmt nicht nur große Abschnitte des cranialen Subduralraumes ein, er erstreckt sich auch, wie erst kürzlich Coggi¹ zeigte, in die Rückgratshöhle.

Bislang lagen über den cranialen Abschnitt des Saccus nur HASSE's² Angaben für *Rana* vor. Durch die Ausdehnung meiner Untersuchung auf eine größere Zahl von Anuren dürfte es mir gelückt sein, die Kenntnis der Morphologie des Saccus endolymphaticus der Anuren zu erweitern. Gerade *Rana* ist ein relativ ungünstiges Objekt, da bei diesem Anuren Reduktionserscheinungen des Sackes vorliegen.

Die Saccuswandung ist gleichwie bei den Urodelen reich vasa-larisirt und in ihr lagern starke Venen, welche dem Foramen Trigemini

¹ l. c.

² l. c.

zustreben, um durch dasselbe die Schädelhöhle zu verlassen. Die Venen des Gehirns und Rückenmarkes durchsetzen den Subduralraum, und münden in diese Saccusvenen ein. Ähnliche Verhältnisse trafen wir in beschränktem Maße auch bei den Urodelen an. Die Decke des Zwischen- und meist auch des Nachhirns ist mit dem benachbarten Abschnitte der Innenfläche des Saccus verbunden und überliefert ihre Venen gleichfalls den Saccusvenen. Dem entsprechend entfällt völlig die Einrichtung von Sinus durae matris, wie wir solche bei den Urodelen als Sinus sagittalis und obliqui antrafen. Ich will zunächst die Meningen und den Saccus besprechen.

1) Die Meningen und der Saccus endolymphaticus.

Die derbe Dura haftet den Schädelknochen recht fest an. Auch die Arachnoidea stellt eine stärkere Membran als jene der Urodelen dar. Gleichwie bei letzteren besteht ein Subduralraum, keineswegs jedoch ein Subarachnoidealraum. Pia und Arachnoidea sind wohl differenzirt und, wie es den Anschein hat, mit einander leicht bindegewebig verbunden.

Die Kalksäckchen des Saccus endolymphaticus liegen im Subduralraum, zwischen Dura und Arachnoidea (C. HASSE l. c.). Ihre Außenwand ist mit der Dura bald nur stellenweise verlöthet und die Säckchen lassen sich von letzterer leicht abheben, oder diese Verbindung ist eine umfangreichere, nur einzelne Abschnitte sind leicht abhebbar. Die Innenwand des Sackes sieht frei in den Subduralraum.

Der Stammtheil jeder Saccushälfte nimmt einen verschieden großen Abschnitt der Regio petrooccipitalis des Subduralraumes ein. Er entsendet dorsalwärts längs der Innenfläche der Dura des Schädeldaches einen schrägen Fortsatz, welcher die Medianlinie an jener Stelle erreicht, an welcher der Nodus chorioideus dorsalwärts emportritt; daselbst verschmelzen beide schrägen Fortsätze mit einander und entsenden einen dorso-medianen Fortsatz nach vorn. Letzterer geht in ein mächtiges Lager von Kalksäckchen über, welches den vordersten Abschnitt des Subduralraumes ausfüllt.

An der Vereinigungsstelle beider schräger Fortsätze in der Medianlinie findet die oben erwähnte Verbindung der Dorsalfläche des Nodus chorioideus mit der Innenfläche des aus dieser Vereinigung entstandenen Mittelstückes statt.

Ein anderer dorsaler Fortsatz des Stammtheiles des Saccus verbindet sich längs des vorderen Randes der Plexusplatte der Tela chorioidea posterior mit seinem Genossen der Gegenseite (C. HASSE l. c.).

Der Stammtheil entsendet überdies ventrale Fortsätze zur Hypophysis (C. HASSE) und zum Foramen opticum herab, welche sich gleichfalls mit jenen der Gegenseite verbinden.

Meine folgende Darstellung über den spinalen Abschnitt des Saccus endolymphaticus und seiner Venen stimmen mit jener COGGI'S (l. c.) bis auf seine Angaben über die Beziehungen der Kalksäckchen zur Dura völlig überein. Auf den letzten Punkt komme ich später zu sprechen.

Jeder Stammtheil entsendet einen starken platten spinalen Fortsatz, welcher dorsalwärts von der Plexusplatte des vierten Ventrikels spinalwärts zieht und meist mit den benachbarten Abschnitten dieser Platte verwächst. Durch die Vereinigung beider spinalen Fortsätze entsteht der spinale Abschnitt des Saccus, welcher frei in den seitlichen und dorsalen Abschnitten des spinalen Subduralraumes liegt.

Die im Vorstehenden geschilderte Ausbreitung fand ich bei Bufo und Pelobates; bei Hyla ist bereits eine Reduktion der einzelnen Fortsätze des Stammtheiles eingetreten. In erhöhtem Maße gilt dies von Rana, indem bei diesem Anuren nurmehr die Fortsätze zur Hypophysis und der spinale Saccusabschnitt gut entwickelt sind. Die spinalen Fortsätze sind bei Bufo mit der Plexusplatte nicht verbunden, bei Hyla nur leicht verlöthet; bei den übrigen Anuren sind sie mit den benachbarten Abschnitten der Platte innig verbunden.

Unter den zahlreichen Venen der Saccuswandung übernimmt meist ein Stamm die Führerrolle und sammelt auf seinem Wege zum Foramen Trigemini sämtliche übrigen Saccusvenen. So findet sich bei Rana eine starke median gelagerte Vene des Spinaltheiles des Saccus, welche sich im Bereiche des caudalen Randes der Plexusplatte in zwei gleich starke Äste theilt; jeder derselben verläuft zunächst in der Wand des spinalen Fortsatzes, sodann in der Außenwand des Stammtheiles des Saccus seiner Seite in dorsalwärts konvexem Bogen und sucht schließlich das Foramen Trigemini auf (s. die Fig. 1 in COGGI'S Abhandlung). Sowohl der Stamm als seine beiden Äste sammeln sämtliche Saccusvenen.

Bei Bufo und Pelobates überwiegen die Venen des cranialen Abschnittes des Saccus jene des spinalen an Mächtigkeit. Bufo zeigt

statt der einfachen medianen Vene des Spinaltheiles ein Venengeflecht mit langgezogenen Maschen (COGGI l. c.).

Abgesehen davon, dass die Mächtigkeit der einzelnen Fortsätze des Saccus endolymphaticus bei einzelnen Anuren, z. B. bei Pelobates großen Schwankungen ausgesetzt erscheint, findet sich nicht selten die Erscheinung der völligen Obsolescenz einzelner Saccusabschnitte. Ich fand bei Rana statt des schrägen und des dorsomedianen Fortsatzes des Stammtheiles Venenstämmechen, welche der Dura eng angeschmiegt dieselben topischen Beziehungen aufweisen, wie die genannten Fortsätze. Anfänglich hielt ich diese Venen für Sinus durae matris, als ich aber fand, dass ein leichter Zug mit der Pincette dieselben von der Dura abhob, musste ich einer anderen Auffassung Platz geben. Es dürfte sich um Venen handeln, welche obsolescirtten Saccusabschnitten angehören.

Ferner fand ich bei Rana recht häufig den Spinalabschnitt des Saccus leer, vollständig des Otolithenbreies ermangelnd vor. Der zarte dünne, nur an seinem Gefäßreichthum und der typischen medianen Vene erkenntliche Spinaltheil ließ sich leicht mit der Pincette fassen und verschieben.

Es sei nunmehr noch der Übereinstimmung der Topik des schrägen und des dorsomedianen Fortsatzes des Stammtheiles des Saccus mit jener des Sinus obliquus und sagittalis der Urodelen gedacht. Man darf vielleicht annehmen, dass sich die genannten dorsalen Fortsätze im Laufe der Entwicklung zwischen den Nodus und der Dura eingeschaltet haben, und jene Bahnen, welche mit dem Nodus in Verbindung stehen und bei den Urodelen der Dura angehören, an sich gerissen haben. Durch die Aufnahme dieser Venen in ihre Wandung konnten sich in Folge günstigerer Cirkulationsverhältnisse gerade jene Abschnitte des Saccus, welche sich entlang der erwähnten Venen ausbreiteten, gut entwickeln, während andere obsolescirtten. So lässt sich vielleicht die Übereinstimmung der Topik bestimmter Saccusabschnitte der Anuren mit Duralbahnen der Urodelen erklären.

2) Die Hirnvenen.

Die hervorstechendste Eigenthümlichkeit derselben bildet der Mangel aller Plexus chorioidei, welche wir bei den Urodelen mit dem Nodus chorioideus in Verbindung sahen.

Wie bereits erwähnt münden sämtliche Hirnvenen nach ihrem Austritt aus dem Gehirn in benachbarte Saccusvenen ein.

Es kehren immer dieselben Hirnvenen wieder; nur die Verbindung des Venengeflechtes der Plexusplatte des vierten Ventrikels mit den benachbarten Saccusvenen ist bei den einzelnen Anuren etwas verschieden.

Im Allgemeinen finden wir mit unwesentlichen Modifikationen, welche eine Vergrößerung des Wurzelgebietes betreffen, die Hirnvenen der Urodelen bei den Anuren wieder. Nur die dorsomedianen Vorderhirnvenen sind zu bedeutungslosen Stämmchen umgewandelt, indem ihr Gebiet einer bei allen Anuren typisch wiederkehrenden Vene anheingefallen ist. Letztere möchte ich die laterale Vorderhirnvene nennen. Dieses stattliche Gefäß verläuft auf der Außenfläche der Hemisphären, und wurzelt im Riechblappen, der Hemisphäre und wohl auch mitunter in der Zwischenhirnhälfte ihrer Seite. Am caudalen Ende der Hemisphäre tritt sie von dieser ab, um quer lateralwärts ziehend in eine Vene des Stammtheiles des Saccus einzumünden.

Die Venen der Plexusplatte stehen bei den Raniden und bei Hyla mit den beiden Ästen der medianen Vene des Spinaltheiles des Saccus in Verbindung. Bei Bufo treten diese Verbindungen in den Hintergrund, gegenüber Venenstämmchen, welche aus den seitlichen Ecken der Plexusplatte austreten und in Venen des Stammtheiles des Saccus einmünden. Die Plexusplatte scheint sich längs dieser Venenstämmchen eine Strecke weit fortzusetzen.

Anhang. *Bombinator igneus*.

Da ich bei diesem Anuren niemals Kalksäckchen im Subduralraum vorfand, hielt ich die starken, scheinbar in der Dura gelagerten Venenstämme für Sinus der Dura. Als ich gleichwie bei Rana diese Venen von der Dura leicht abheben konnte, untersuchte ich mein restliches Material frisch und fand zu meiner Überraschung, dass diese mächtigen, scheinbar der Dura angehörigen Gefäße in einer äußerst zarten, dünnen, zwischen Dura und Arachnoidea liegenden Membran eingeschlossen sind, welche auch mit dem vorderen Rande der Plexusplatte in Verbindung stehen. Ich halte diese Membran für den obsolescirten Rest des cranialen Abschnittes des Saccus endolymphaticus.

Die in dieser Membrana sacci lagernden Venen zeigen fast das gleiche Verhalten, wie die dorsalen Fortsätze des cranialen Abschnittes des Saccus der übrigen Anuren. Als weitere Ausbildung einer bei einigen Anuren hier und da vorkommenden Vene tritt bei der Unke eine starke Vene auf, welche aus der Mitte des vorderen Randes der Plexusplatte heraustretend in der Membrana sacci nach vorn zieht, um in die Mitte der hinteren Wand der mächtigen transversalen Vene, welche die Venen beider schrägen Saccusfortsätze darstellt, einzumünden. Ihr gegenüber mündet die dorsomedian gelagerte Vene, welche den Venen des gleichnamigen Saccusabschnittes entspricht, in die transversale Vene ein.

B. Vergleich der Hirnvenen der Amphibien mit jenen der Selachier.

Durch die starke Entwicklung der Plexus chorioidei und vornehmlich durch das Auftreten von Sinus durae matris weisen die Urodelen eine ungleich höhere Entwicklungsstufe der Hirnvenen auf, als die Anuren. Bei diesen finden wir keine weitere Fortentwicklung dieser Verhältnisse, sondern es treten im Gegentheile Rückbildungsercheinungen (Mangel der Plexus chorioidei des Vorder- und Zwischenhirns), sowie sekundäre Verhältnisse, welche sich in der ganzen Vertebratenreihe nicht wiederfinden, auf. Ich meine die so ungemein starke Entwicklung des Saccus endolymphaticus und den in Folge dessen eingetretenen völligen Mangel von sinusartigen Einrichtungen.

Es können wohl nur die Urodelen zu dem beabsichtigten Vergleich herbeigezogen werden. Unter den Selachiern weisen, wie meine Untersuchungen ergaben¹, die Squaliden die weit fortgeschrittenste Entwicklung der Hirnvenen auf. Zwischen Squaliden und Urodelen existiren, wie sofort gezeigt werden soll, in der uns interessirenden Frage manche wichtige Anknüpfungspunkte.

Bei Urodelen und Squaliden weisen die Venengeflechte der Zwischenhirndecke eine weitgehende Differenzirung auf, und zwar in Form der vielfach gestalteten Plexus chorioidei. Die Homologie der Plexus chorioidei des Vorderhirns der Squaliden mit jenen der Urodelen darf man wohl als sicher annehmen. Künftigen ontogene-tischen Untersuchungen muss es dagegen vorbehalten bleiben, für

¹ l. c.

den unpaaren Plexus chorioideus des Zwischenhirns der Urodelen das Homologon bei den Squaliden zu finden. (Vielleicht das Velum?) Den Nodus chorioideus möchte ich mit dem vorderen Abschnitt der Tela chorioidea anterior als homolog erachten.

Sämtliche Venengeflechte, welche bei den Squaliden mit der Tela chorioidea anterior in Zusammenhang stehen, vereinigen sich zur Bildung der paarigen V. chorioidea. Nachdem diese aus der Tela herausgetreten ist, empfängt sie Zuflüsse in Gestalt von Venen, welche vom Vorderhirn und dem Riechlappen stammen. Unter den ersteren fällt die dorsomediane Vorderhirnvene auf, welche in der Ventralfläche des Vorderhirns ihre ersten Wurzeln sammelt. Durch die Aufnahme dieser Venen gestaltet sich jede V. chorioidea zur V. cerebri anterior.

Das Venengeflecht des Nodus chorioideus der Urodelen steht mit seinen sämtlichen Abkömmlingen, den verschiedenen Plexus chorioidei in inniger Verbindung. Aus dem Nodus, dem Homologon der Tela chorioidea anterior der Squaliden, tauchen zwei Venen empor, welche den Blutaustausch sämtlicher genannter Geflechte besorgen. Sie dürfen wohl sicher als Homologa der beiden Venae chorioideae der Selachier aufgefasst werden; gleich diesen empfangen sie Wurzeln vom Vorderhirn und dem Riechlappen ihrer Seite, und stellen also nach Aufnahme dieser Venen Homologa der V. cerebri anteriores der Squaliden dar.

Die Venae cerebri anteriores der Squaliden finden wir also bei den Urodelen als Sinus obliqui wieder; bei der innigen Verbindung des Nodus chorioideus mit der Dura wurde auch den beiden Venae cerebri anteriores der Urodelen eine intradurale Lagerstätte angewiesen und sie treten uns als Sinus obliqui entgegen.

Durch die stattliche Entwicklung der beiden Hemisphären erfuhr auch die dorsomediane Vorderhirnvene der Urodelen, das Homologon der gleichnamigen Vene der Squaliden, eine Vergrößerung ihres Wurzelgebietes; hiermit erscheint auch zumeist eine Verdoppelung des Stämmchens verknüpft, indem eine größere Seitenwurzel, die vordere dorsomediane Vene, eine bedeutendere Entwicklung nahm und durch den Übertritt in die Dura als Sinus sagittalis Selbständigkeit gewann. Beide Venen streben ihrem Einmündungsort in sagittaler Richtung caudalwärts ziehend zu; sie stehen mit den Sinus obliqui, den V. cer. anteriores der Squaliden, nicht in direkter Verbindung; diese vermittelt das Venengeflecht des Nodus, in welchem sie sich auflösen.

Mit der Auflösung der Sinus obliqui ins Geflecht der Saccuswandung finden wir neue Verhältnisse geschaffen: nur in dem Auftreten der Plexusplatte des vierten Ventrikels, sowie der basalen Venen und in dem Abfluss des gesamten Hirnvenenblutes durch das Foramen jugulare zeigt sich wieder ein recht enger Anschluss an die gleichen Verhältnisse der Selachier. in letzterer Beziehung an die Torpediniden.

Alle Abschnitte der Hirnvenen der Squaliden, welche sich bei den Urodelen wiederfinden, haben eine weit gediehene Fortentwicklung erfahren.

Welche Modifikationen diese Abschnitte bei den Anuren zeigen, habe ich bereits mehrfach erörtert.

C. Zur Stammesgeschichte der Sinus durae matris.

Der Sinus sagittalis und obliquus der Urodelen zeigen eine verschiedene Art ihrer Entstehung.

Wie viele andere Hirnvenen tritt die vordere dorsomediane Vorderhirnvene aus dem Gehirn hervor und tritt in die Dura über. Die Konstanz der Örtlichkeit, an welcher dieser Übertritt erfolgt, erhebt den duralen Abschnitt dieser Vene zum Range eines Sinus. Dieser Übertritt einer Hirnvene ins Bereich der Dura sowie auch die Einmündung einer Hirnvene in eine Duralvene erscheint durch die relativ genaue Anpassung des Gehirns an die Schädelhöhle vermittelt und ist wohl als Persistenz der larvalen Beziehungen zwischen Dural- und Hirnvenen zu deuten. In gewissen larvalen Perioden lagen sämtliche Venen, Hirn- und Duralvenen, in einer gemeinsamen Hülle und standen mit einander in reger Anastomose. Durch das Auftreten des subduralen Spaltraumes kam es zur Scheidung zweier Gefäßbezirke, des cerebralen und duralen; hierdurch wurde bestimmten Abschnitten einzelner Hirnvenen die Dura als Lagerstätte zugewiesen. Da das Wachstum des Hirnrohres mit jenem der Schädelhöhle stets den gleichen Gang einhielt und der Subduralraum beim erwachsenen Thiere nur einen spaltförmigen Raum darstellt, blieben bei demselben diese larvalen Beziehungen der cerebralen Venen zur Dura und deren Venen erhalten; zahlreiche Venen treten aus dem Gehirn in die Dura über und stehen mit duralen Venen in Verbindung.

Die Entstehung der Sinus obliqui scheint mir durch die Verbindung des Nodus chorioideus mit der Dura bedingt. In dem

reichen Venengeflechte desselben wurzeln zwei starke Venen, welche aus seiner Dorsalfläche emportauchen. Letztere ist mit der Dura innig verbunden, und so werden auch diese beiden Venen sofort nach ihrem Austritte der Dura übermittelt, um in derselben als Sinus durae matris zu verlaufen.

Bei den Urodelen dürften also die beiden Faktoren der genauen Anpassung des Gehirns an die Schädelhöhle und der Verwachsung eines bestimmten Hirnabschnittes mit der Dura die Entstehung von Sinus durae matris vermitteln. Von den Amphibien an begegnen wir also bereits Sinus der harten Hirnhaut. Meine weitere Aufgabe wird es nun sein, durch das Studium der Hirnvenen der Reptilien wieder einen Schritt den so hochorganisirten Formen der Sinus der Säugethiere näher zu treten.

In der mir zur Verfügung stehenden Litteratur fand ich keine Angaben über die Leptomeningen der Amphibien.

Über den Saccus endolymphaticus der Amphibien liegen die schönen Befunde von C. HASSE¹ vor, welche ich bereits in Besprechung gezogen habe. Auch auf COGGI's² wichtigen Befund der Ausbreitung des Saccus bis in die Rückgrathöhle habe ich bereits hingewiesen. Ich konnte mit Ausnahme eines Punktes seine Angaben vollkommen bestätigen. Dieser Punkt betrifft seine Annahme der intraduralen Lage des Spinaltheiles des Saccus. Die die Kalksäckchen der Foramina intervertebralia darstellenden Fortsätze des Saccus sind vielleicht mit der Dura in Verbindung, der spinale Abschnitt liegt frei zwischen Dura und Arachnoidea. Man vermag sich davon am frischen Präparate leicht zu überzeugen.

Über die Hirnvenen der Amphibien liegen folgende Angaben vor.

RATHKE³ hat die Plexus chorioidei von *Coeilia annulata* in sehr klarer Form beschrieben und offenbar auch beide Sinus obliquus gesehen.

SCHÖBL's⁴ Beschreibung der Hirnvenen der Urodelen ist ungenau und beschränkt sich auf die Duralbahnen und oberflächlichen Hirn-

¹ l. c.

² l. c.

³ H. RATHKE, Bemerkungen über mehrere Körpertheile von *Coeilia annulata*. J. MÜLLER's Archiv für Anatomie, Physiologie und wiss. Medicin. 1852. pag. 334.

⁴ J. SCHÖBL, Über die Blutgefäße des cerebrospinalen Nervensystems der Urodelen. Archiv für mikr. Anatomie. Bd. XX. 1882. pag. 87.

venen. Auf die Abkömmlinge des Zwischenhirndaches — des Nodus geschieht keine Erwähnung — geht SCHÖBL im Texte gar nicht ein. Den Kalkgürtel des Saccus scheint er völlig übersehen zu haben. Seine Abbildungen sind schematisch. Von Bedeutung erscheint mir der Umstand, dass SCHÖBL das für *Salamandra maculata* beschriebene Verhalten der Duralvenen, namentlich des Sinus obliquus (von ihm nicht als Sinus gedeutet) und des Geflechtes der Saccuswandung (SCHÖBL's Plexus lateralis), auch bei *Proteus*, *Amblystoma* und *Monobranchus* auffand.

BURCKHARDT¹ verdanken wir eine sorgfältige Arbeit, welche eine genaue Schilderung der Entwicklung der Zwischenhirndecke enthält. Nach seiner Darstellung besitzt *Ichthyophis* und *Triton alpestris* dieselbe Organisation der Plexus chorioidei wie die von mir untersuchten Urodelen.

GRUBY'S² Darstellung der Hirnvenen von *Rana* enthält manche richtige Beobachtung; das Verhältnis der Hirnvenen zum Saccus scheint ihm völlig entgangen zu sein.

Auf SAGEMEHL'S³ Theorie der Sinus durae matris möchte ich erst nach Beendigung meiner Untersuchungen eingehen.

Prag, am 15. Juli 1892.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel XI.

Allgemein gültige Bezeichnungen.

<i>Com</i> platter Gefäßknäuel, durch die Verschmelzung der Stiele beider Pl. chor. laterales entstanden,	<i>Pl.ch.l</i> Plexus chorioideus der Hemisphäre,
<i>D.m</i> Dura mater,	<i>Pl.ch</i> Plexus chorioideus im Rec. praeropticus,
<i>F</i> Frontale,	<i>Pl.ch.d.Z</i> Plexus chorioideus des Zwischenhirnes,
<i>H</i> Hypophysis,	<i>Po</i> Petroso-occipitale,
<i>N</i> Nodus chorioideus,	<i>Pl</i> Plexusplatte der Nachhirndecke,
<i>P</i> Parietale,	<i>S.e</i> Saccus endolymphaticus,
<i>Pas</i> Parasphenoid,	

¹ l. c.

² GRUBY, Recherches anatomiques sur le système veineux de la Grenouille. Annales des Sciences naturelles. Sec. Serie. Tome XVII. Zoologie. 1842.

³ M. SAGEMEHL, Beiträge zur vergleichenden Anatomie der Fische. II. Einige Bemerkungen über die Hirnhäute der Knochenfische. Morph. Jahrbuch. Bd. IX. 1884.

<i>S.s</i> Sinus sagittalis,	<i>V.Z+M</i> ventrale Venen vom Mittel- und Zwischenhirn,
<i>S.o</i> Sinus obliquus,	<i>II</i> N. opticus,
<i>S.j</i> Sinus jugularis,	<i>V</i> N. trigeminus,
<i>Spe</i> Sphenethmoidale,	<i>V.g</i> Ganglion Gasseri,
<i>V.V.dm</i> dorsomediane Vorderhirnvene,	<i>IX</i> N. glossopharyngeus,
<i>V.V.d</i> dorsale Vorderhirnvene,	<i>X</i> N. vagus,
<i>V.t</i> Vena terminalis,	<i>C</i> Carotis cerebralis.
<i>V.b</i> basale Venen,	
<i>V.Z</i> Vene vom Zwischenhirn,	

Sämmtliche Abbildungen beziehen sich auf *Triton cristatus*.

- Fig. 1. Dorsalansicht des Hirns und seiner Duralhülle (mit 5%iger Salpetersäurelösung behandeltes Präparat). 5 $\frac{1}{2}$ mal vergr.
- Fig. 2. Ventralansicht des Hirns und seiner Duralhülle (mit 5%iger Salpetersäurelösung behandeltes Präparat). 6mal vergr.
- Fig. 3. Dorsalansicht des Hirns; die Dura und Arachnoidea sind abpräparirt; die ventrale Wand des Saccus endolymphaticus ist erhalten, die Dorsalfäche der Plexusplatte ist freigelegt (mit 5%iger Salpetersäurelösung behandeltes Präparat). 6mal vergr.
- Fig. 4. Ventralansicht des Hirns; die Dura, Arachnoidea und der Saccus endolymphaticus abpräparirt. 6mal vergr.
- Fig. 5. Ventralansicht der Abkömmlinge der Zwischenhirndecke. Der rechte Plexus chorioideus lateralis ist ausgebreitet; der linke annähernd in situ laterali. Ferner ist sichtbar: der Plexus chorioideus des Zwischenhirns und die hintere dorsomediane Vorderhirnvene. 8mal vergr.
- Fig. 6. Medianschnitt durchs Hirn. Die Dura, im Bereiche der Hemisphäre erhalten, ist dorsalwärts zurückgeschlagen. Man übersieht die Einmündung der vorderen dorsomedianen Vorderhirnvene in den Sinus sagittalis, jene der hinteren in den Nodus chorioideus; ferner den Zusammenhang sämtlicher Abkömmlinge der Zwischenhirndecke unter einander. Der linke Plexus chorioideus lateralis ist theilweise abgetragen, um die Wurzeln der hinteren dorsomedianen Vorderhirnvene, welche in der ventralwärts herabgeschlagenen Pia der linken Hemisphäre liegen, sichtbar zu machen. 8mal vergr.
- Fig. 7. Medianschnitt durch den Schädel zur Orientirung über die Lagebeziehungen des Saccus endolymphaticus, des Nodus und der Plexusplatte. Die Grenzen der einzelnen Knochen sind in rothen Linien angegeben, die Leptomeningen sind entfernt, man übersieht die Binnenfläche der Dura. 5 $\frac{1}{2}$ mal vergr.



Über Variationen der Spinalnerven und der Wirbelsäule anurer Amphibien.

I.

(*Bufo variabilis* Pall.)

Von

Dr. med. Hermann Adolphi,

Prosector am anatomischen Institut der Universität Dorpat.

Mit Tafel XII und 4 Figuren im Text.

Den ersten Anstoß zu vorliegender Arbeit verdanke ich der Liebenswürdigkeit des Herrn Prof. Dr. EMIL ROSENBERG, zur Zeit in Utrecht. Im Sommer 1888 machte er mich auf die Angaben von GOETTE¹, BOURNE² und HOWES³ aufmerksam, aus welchen hervorgeht, dass das Sacrum bei den anuren Amphibien (speciell *Bombinator igneus* und *Rana temporaria*) kein konstantes Gebilde sei. Im Hinblick darauf forderte Prof. ROSENBERG mich auf zu untersuchen, welche Variationen im distalen⁴ Theile der Wirbelsäule anurer Amphibien vorkämen, und ob sich bei ihnen entwicklungsgeschichtlich ein gleiches proximales Fortschreiten des Sacrum beobachten lasse,

¹ A. GOETTE, Die Entwicklungsgeschichte der Unke. Leipzig 1875. pag. 382.

² A. G. BOURNE, On certain abnormalities in the Common Frog. Quart. Journ. of Mic. Sc. Vol. XXIV. N. S. 1884. pag. 87.

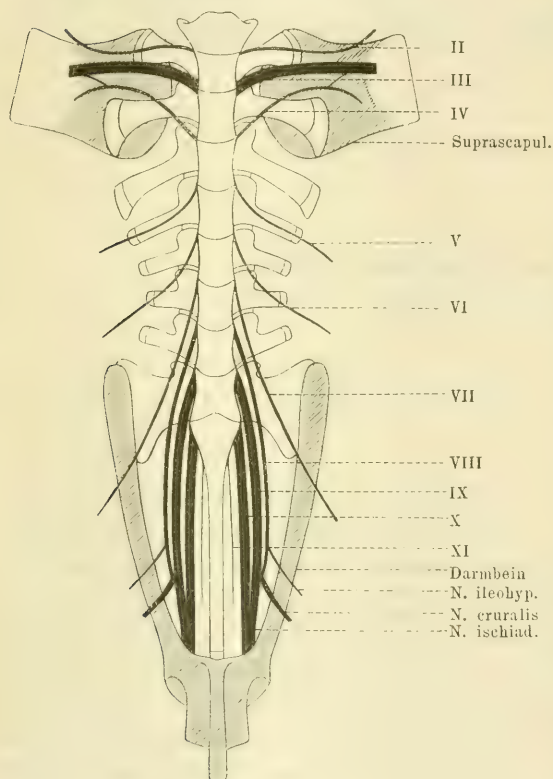
³ G. B. HOWES, On some abnormalities of the Frog's vertebral column. Anatomischer Anzeiger. Jahrg. I. 1886. pag. 278.

⁴ Die Ausdrücke proximal und distal gebrauche ich für Gebilde, die in der Achse des Körpers liegen, in dem bekannten Sinne: proximal = dem Kopfe näher gelegen, distal = weiter vom Kopfe gelegen.

wie dieses für den Menschen nachgewiesen ist¹. Ich begann damals die Arbeit, war aber aus äußeren Gründen gezwungen dieselbe nach kurzer Zeit wieder aufzugeben. Erst einige Jahre später konnte ich mich von Neuem dem alten Thema zuwenden.

Meine Untersuchungen erstrecken sich auf die in Livland vorkommenden Anuren: *Bufo variabilis* und *cinereus*, *Rana temporaria*

Fig. 1.



und *esculenta* und *Pelobates fuscus*. Mein Material an *Bufo* cin. und *Rana temp.* habe ich bisher nur im Allgemeinen ordnen können, dagegen habe ich mein Material an *Bufo* var., *Rana esc.* und *Pelobates fusc.* bereits bearbeitet. Äußere Gründe veranlassen mich zunächst nur die an *Bufo* var. gemachten Beobachtungen zu veröffentlichen, doch hoffe ich bald auch mit den an *Rana esc.* und *Pelobates fusc.* gewonnenen Resultaten an die Öffentlichkeit treten zu können.

Ursprünglich hatten nur die Variationen der Wirbelsäule ein Interesse für mich, doch fiel mir bei der

Durchmusterung einer größeren Anzahl erwachsener Exemplare der Wechselkröte auf, dass die Dicke derjenigen Rami ventrales der Spinalnerven, welche sich an der Bildung der für die Extremitäten bestimmten Plexus betheiligen, außerordentlich großen Schwankungen

¹ EMIL ROSENBERG, Über die Entwicklung der Wirbelsäule und das Centrale carpi des Menschen. Morph. Jahrbuch. Bd. I. 1876. pag. 83.

unterworfen ist. Dieser Umstand veranlasste mich auch den Spinalnerven meine Aufmerksamkeit zuzuwenden.

Wirbelsäule und Spinalnerven von *Bufo* var. zeigen in der Regel ein Verhalten wie es nebenstehende schematische Zeichnung¹ in ventraler Ansicht wiedergiebt. Die Wirbelsäule besteht aus neun diskreten Wirbeln, denen sich distal ein aus mehreren verschmolzenen Wirbeln bestehender Knochen, das Urostyl, anschließt. Die Körper von Wirbel I—VIII haben hinten einen Gelenkkopf, der mit einer Pfanne am Körper des folgenden Wirbels artikuliert. Wirbel IX dagegen hat zur Artikulation mit dem Urostyl zwei neben einander liegende Gelenkköpfe. Die Bögen von Wirbel I—IX sind durch vordere und hintere Gelenkfortsätze mit einander verbunden. Die hinteren Gelenkfortsätze überlagern die vorderen Gelenkfortsätze des nächstfolgenden Wirbels dachziegelförmig. Wirbel IX hat keine hinteren Gelenkfortsätze. Sein Bogen ist von dem dorsalen Theile des Urostyl durch einen weiten Zwischenraum getrennt. Der Wirbelkanal setzt sich eine kurze Strecke in das Urostyl fort. Er endet frei an der dorsalen Kante dieses Knochens. Die Wand des Kanales hat jederseits ein feines Loch zum Austritt des letzten Spinalnerven. Die Querfortsätze von Wirbel IX—IV liegen alle in einer frontalen Ebene. Der Querfortsatz von Wirbel IX ist stark verbreitert, mit ihm artikuliert das Darmbein. Wirbel IX ist hier wie bei den übrigen Anuren² Sacralwirbel. Der Querfortsatz von Wirbel III ist nächst dem von Wirbel IX der größte und stärkste. Seine Wurzel ist besonders in dorsoventraler Richtung ansehnlich verbreitert. Der ganze Querfortsatz ist stark ventralwärts geneigt, der vordere Rand noch mehr als

¹ Es sind nur die ventralen Äste der Spinalnerven gezeichnet, die dorsalen Äste und die Rami communicantes zum Sympathicus sind weggelassen.

² Auch bei *Pipa americana* ist der Sacralwirbel als Wirbel IX zu zählen, wenn die alte Ansicht von H. STANNIUS (Lehrbuch der vergl. Anatomie. Berlin 1846. pag. 130) richtig ist, dass bei *Pipa* Wirbel I und II verschmolzen sind. FÜRBRINGER (Zur vergl. Anatomie der Schultermuskeln. II. Jenaische Zeitschr. Bd. VIII. 1874. pag. 180 Anm. 2 und v. IHERING, Über die Wirbelsäule von *Pipa*, Morph. Jahrbuch. Bd. VI. 1880. pag. 297) sind dieser Ansicht entgegengetreten und haben das fragliche Gebilde für einen einzigen Wirbel erklärt, mitten durch welchen jederseits ein Spinalnerv hindurchtritt, nach FÜRBRINGER der Nerv I, nach v. IHERING der Nerv II. Durch Untersuchungen an *Pipalarven* bin ich zu der Überzeugung gelangt, dass jener fragliche Skelettheil von *Pipa* den zwei ersten Wirbeln der übrigen Anuren homolog ist. Der durchtretende Nerv ist der II. Spinalnerv. Leider war es mir nicht möglich, diese Untersuchung so weit abzuschließen, dass ich sie zusammen mit vorliegender Arbeit veröffentlichen konnte.

der hintere, so dass die stark entwickelte knorpelige Apophyse (das Rippenrudiment) bei horizontaler Haltung der Wirbelsäule in einem Winkel von 45° gegen den Horizont von vorn unten nach hinten oben aufsteigt. Der Querfortsatz von Wirbel II ist ein wenig ventralwärts geneigt. Die ventrale Neigung dieser beiden Querfortsätze ist dadurch bedingt, dass dieselben dorsal von einem Theile des Schultergürtels, dem Suprascapulare, überlagert werden. Die beiden Querfortsätze sind durch zwischengelagerte Muskeln vom Suprascapulare getrennt, mit Ausnahme der knorpeligen Apophyse des Querfortsatzes von Wirbel III. Die ganze nach hinten gerichtete Spitze und der laterale Rand dieser Apophyse liegen der ventralen Fläche des Suprascapulare an. Nur eine dünne Schicht von lockerem Bindegewebe trennt beide Skelettheile. Hier also findet der Schultergürtel durch Vermittelung eines Rippenrudimentes eine Stütze an der Wirbelsäule.

Das Rückenmark entsendet jederseits zehn Nerven. Ein Nervus spinalis I, der zwischen Schädel und Wirbel I austreten müsste und bei den Urodelen vorhanden ist, fehlt den Anuren. Die Zählung¹ der Spinalnerven beginnt hier mit II.

Nerv II², der sogenannte Nervus hypoglossus, ist ein ziemlich dünner Nerv. Er tritt zwischen Wirbel I und II aus, verläuft zunächst seitwärts und wendet sich dann im Bogen nach vorn, um schließlich an den Muskeln des Zungenbeines zu enden. Ob sich auch bei *Bufo variabilis* ein feines Ästchen dieses Nerven konstant zum Plexus brachialis begiebt, wie WIEDERSHEIM³ und FÜRBRINGER⁴ das für *Rana esculenta* nachweisen konnten, habe ich nicht untersucht. Gelegentlich habe ich ein derartiges Verbindungsästchen bemerkt. HOFFMANN⁵ macht die Angabe, bei *Bufo* verbinde sich Nerv II wie bei *Rana* *esc.* mit dem Plexus brachialis durch ein äußerst feines, in seiner Lage sehr veränderliches Fädchen.

Nerv III ist der stärkste von allen Spinalnerven. Von seiner Austrittsstelle zwischen Wirbel II und III zieht er erst ein wenig nach vorn, wendet sich dann seitwärts und zieht nach Aufnahme

¹ Vgl. MAX FÜRBRINGER, Zur vergl. Anatomie der Schultermuskeln. I. Jenaische Zeitschrift. Bd. VII. 1873. pag. 286.

² Nerv II, III etc. will ich in dieser ganzen Arbeit als Abkürzung setzen, wo es heißen müsste: Ramus ventralis nervi spinalis II, III etc.

³ A. ECKER, Anatomie des Frosches. II. Mit Beiträgen von Prof. R. WIEDERSHEIM. Braunschweig 1881. pag. 16.

⁴ loco laudato pag. 287.

⁵ BRONN's Klassen und Ordnungen der Amphibien. 1873—1878. pag. 234.

eines feines Astes vom Nerven IV als Nervus brachialis longus in den Arm.

Nerv IV ist dünn. Er läuft in nach vorn gekrümmtem Bogen über die ventrale Fläche des Querfortsatzes von Wirbel III hinweg, und nahe an Nerv III heran. Der größte Theil seiner Fasern geht in einen Nervus thoracicus inferior IV über, der die Leibeswand versorgt. Ein dünner Verbindungsfaden begiebt sich zum Nerven III.

Die drei folgenden Nerven V—VII sind dünn. Sie laufen schräg lateralwärts und nach hinten. Sie versorgen nur die Leibeswand, und haben keine Beziehungen zu den Extremitäten.

Die vier letzten Nerven VIII—XI ziehen dem Urostyl parallel nach hinten in das Becken. Nerv VIII ist ein ziemlich dünner Nerv. Er giebt den Nervus ileotypogastricus ab, der über den Rand des Beckens hinaustritt und noch die Leibeswand versorgt. Der Rest der Fasern von Nerv VIII begiebt sich zum Plexus sacralis. Relativ am häufigsten vereinigt er sich mit Nerv IX gerade an der Abgangsstelle des Nervus cruralis. Der Nervus cruralis wird aus Fasern der Nerven VIII und IX gebildet, er tritt über den Rand des Beckens hinaus und begiebt sich zum Oberschenkel, an dessen innerem und vorderem Umfange er Haut und Muskeln versorgt. Die übrigen Theile des Beines werden vom Nervus ischiadicus versorgt, der mit geringer Beihilfe von Nerv VIII aus der Vereinigung der beiden sehr dicken Nerven IX und X entsteht. Nerv IX tritt zwischen Wirbel VIII und IX aus, Nerv X zwischen Wirbel IX und Urostyl. Nerv XI tritt aus dem Urostyl hervor, und ist ein ganz dünnes Fädchen. Ein Nerv XII ist nur ganz ausnahmsweise vorhanden.

Nicht allzu selten findet man aber auch stark abweichende Verhältnisse. Nerv XI ist zuweilen ein recht dicker Nerv, Nerv IX und VIII sind dann meist auffallend dünn. Oder aber: Nerv VIII ist zu einem sehr dicken Nerv geworden, dann ist Nerv X meist auffallend dünn und Nerv XI immer ganz dünn, zuweilen auf Null reducirt. Ähnliches findet man im Bereiche des Plexus brachialis. In einigen Fällen ist nicht Nerv III, sondern Nerv IV der mächtigste Nerv des Körpers. Der Nervus brachialis longus wird dann hauptsächlich durch die direkte Fortsetzung des Nerven IV gebildet. Der sehr viel dünnere Nerv III schließt sich nur mit einem Theile seiner Fasern an. Übergänge zwischen diesem Verhalten und dem auf pag. 314 abgebildeten sind vorhanden.

Der Gedanke lag nahe, diese wesentlichen¹ Verschiedenheiten

¹ Dass zwei Plexus, auch wenn sie von den gleichen Spinalnerven gebildet

im Verhalten der Spinalnerven zur Beurtheilung der Variationen der Wirbelsäule mit heranzuziehen. Zu diesem Zwecke versuchte ich zunächst die Variationen der Dicke der Spinalnerven in ein System zu bringen. Es galt für jeden einzelnen Spinalnerven den Nachweis zu führen, welche seiner verschiedenen Erscheinungsformen als die primitivste, welche als die höchste zur Zeit erreichte Entwicklung zu betrachten sei. Durch eine richtige Deutung der Variationen jedes einzelnen Spinalnerven als atavistische oder als Zukunftsform musste ein Einblick in die phylogenetische Entwicklung des Nervensystems der Anuren erstrebt werden. Es ließ sich dann erwarten, dass gewisse Variationen der Wirbelsäule sich relativ häufig bei Thieren mit primitivem Nervensystem finden würden, diese Variationen wären als atavistische Bildungen zu deuten. Umgekehrt wären Variationen der Wirbelsäule, die vorwiegend mit weit entwickeltem Nervensystem kombinirt vorkommen, als Zukunftsbildungen zu betrachten. Es ist aber natürlich auch denkbar, dass das Nervensystem wegen zu geringer gegenseitiger Abhängigkeit von Skelet und Nerven die Antwort auf eine demselben gestellte Frage versagt.

Wie schon erwähnt, lässt sich unschwer konstatiren, dass im Bereiche eines jeden Plexus, des sacralen sowohl als auch des brachialen, die größeren Dicken der proximalen Nerven meist mit geringeren Dicken der distalen, und die geringeren Dicken der proximalen Nerven meist mit größeren Dicken der distalen kombinirt sind. Diese Erscheinung ist als der Ausdruck einer sich an den beiden Plexus vollziehenden Umbildung aufzufassen. Für den Plexus sacralis muss als Richtung der Umbildung, wie weiter unten aus der Entwicklungsgeschichte der Anuren begründet wird, die proximale gelten. Man kann sagen, der Plexus sacralis wandert nach dem Kopfe zu. Dass die Umbildung des Plexus brachialis sich in gleicher Richtung vollzieht, lässt sich aus vergleichend-anatomischen Gründen (dem Verhalten der Urodelen) erwarten. Ich suchte nun aus den an erwachsenen Exemplaren von *Bufo variabilis* vorkommenden Variationen des Nervensystems zu ermitteln, ob sich die beiden Plexus dem entsprechend in gleicher oder etwa doch in entgegengesetzter Richtung bewegen.

Um dieses mit Sicherheit festzustellen, habe ich ein statistisches

werden, als sehr verschieden aufzufassen sind, falls die relative Dicke der betreffenden Nerven in beiden Fällen verschieden ist, hat schon M. FÜRBRINGER hervorgehoben. (Zur Lehre von den Umbildungen des Nervenplexus. Morph. Jahrbuch. Bd. V. 1879. pag. 356.)

Verfahren eingeschlagen. Ich habe für jedes einzelne untersuchte Thier eine Zählkarte ausgefüllt. Auf derselben notirte ich die Dicke der Nerven II, III, IV, VIII, IX, X und XI, und fügte hierzu eine Angabe über das Verhalten von Nerv IV zum Plexus brachialis, und Nerv VIII zum Plexus sacralis. Zur Bezeichnung der Dicke bediente ich mich der Zahlen 0 bis 12. Als Anhalt für die Taxation dienten: 1) der Nerv VI der linken Seite. Alle Nerven, die ihm an Dicke gleichkamen, wurden mit Dicke 4 notirt. Die Nerven V, VI und VII haben, wie schon erwähnt, bei *Bufo var.* keine Beziehungen zu den Extremitäten. Nerv V und VI sind immer unter sich gleich dick, außerdem auch bei Thieren von gleicher Größe gleich dick. Nerv VII ist meist eben so dick wie Nerv V und VI, zuweilen etwas dicker¹. Von den beiden gleich dicken Nerven V und VI gab ich als Dickenmaßstab letzteren den Vorzug, da er möglichst weit von den zu den Extremitäten ziehenden Nerven seine Stellung hat. In der Folge erwies sich diese Wahl in so fern als eine glückliche, als Nerv V bei *Pelobates fuscus* Variationen der Dicke zeigt und häufig noch Beziehungen zum Plexus brachialis hat. 2) Der dickste Nerv der beiden Plexus sacrales. Seine Dicke wurde mit 9 bezeichnet. Nerv IX und X der rechten und linken Seite kamen dabei in Frage. Meist waren zwei Nerven, die symmetrisch lagen, die dicksten, also beiderseits Nerv IX oder beiderseits Nerv X. Zuweilen waren Nerv IX der einen und Nerv X der anderen Seite gleich dick, und zugleich die dicksten Nerven der beiden Plexus sacrales. Zuweilen habe ich drei oder auch alle vier Nerven mit 9 bezeichnen müssen, in anderen Fällen habe ich nur einen Nerv mit 9 bezeichnen können, so dass dann auf der anderen Seite die Dicke 9 gar nicht vertreten war.

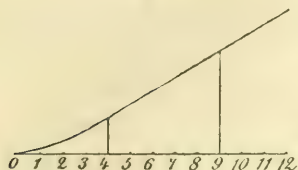
Nach diesen beiden bei jedem Thierte gegebenen Größen habe ich die Dicke der übrigen Nerven taxirt². Die eingeführten Werthe bezeichnen natürlich nur die relative Dicke der Nerven. Denkt man sich, dass bei einem Thierte alle verschiedenen Dicken vorkämen, so

¹ Über Nerv V und VI habe ich natürlich auf den Zählkarten keine Notizen gemacht, aber auch über Nerv VII habe ich nichts notirt, denn er war immer nur dann dicker als Nerv VI, wenn Nerv VIII und IX besonders dick waren; sein Verhalten zum übrigen Nervensysteme war also hierdurch präcisirt.

² Das Taxiren der Dicke geht nach einiger Übung schnell und sicher. An den vierzig ersten Thieren habe ich nach erlangter Übung die Dicke der Nerven von Neuem taxirt. Bei einem später probeweise angestellten Neutaxiren schon untersuchter Nerven habe ich nur ganz vereinzelte Abweichungen von meiner ersten Taxation gefunden.

ließe sich aus ihnen nebenstehende Kurve bilden. Auf der horizontalen Achse sind die Nummern der Dicke in ihrer Reihenfolge aufgetragen, auf der vertikalen die absoluten Werthe der einzelnen Dicken in etwa zwanzigfacher Vergrößerung. Ich

Fig. 2.



hoffe, dass diese Kurve besser als viele Worte verdeutlichen wird, was ich unter den verschiedenen Dicken 0 bis 12 verstehe.

Von *Bufo variabilis* habe ich 212 Exemplare¹ untersuchen können, die einjährig und älter waren. Unter ihnen zeigten 12 Exemplare Verschmelzungen von zwei oder mehr Wirbeln. Auf die Befunde an den Spinalnerven und der Wirbelsäule dieser Thiere komme ich weiter unten ausführlich zurück. Der Rest hatte Wirbelsäulen mit neun diskreten Wirbeln, deren letzter Sacralwirbel war. Die Befunde an den Spinalnerven dieser 200 Thiere habe ich zusammengestellt.

Ich gebe zunächst auf Tabelle A eine Übersicht aller Dicken², welche bei jedem einzelnen Nerven gefunden wurden, und zwar für jede Dicke zuerst die Anzahl der Beobachtungen, nebenbei die Häufigkeit des Vorkommens in procentischer Berechnung.

Einen Nerv XII konnte ich nur in 1% aller Fälle auffinden. Der Nerv hatte auch dann immer nur die Dicke 1.

Die Dicke von Nerv XI variirt stark, von 7 bis 0. Die größte Mehrzahl 81,8% aller Fälle vertheilt sich auf die Dicken 3 bis 1. Das relative Maximum 36,5% liegt bei Dicke 1. Auf Null reducirt ist der Nerv in 4,5% aller Fälle³. Dicke 4 und darüber kommt nur selten vor.

Nerv X. Dicke 9 bis 5 kommen vor. Die Mehrzahl der Fälle 60,5% vereinigt Dicke 9 auf sich. Die abnehmenden Dicken kommen mit abnehmender Häufigkeit vor. Dicke 5 wurde nur in einem Falle beobachtet.

Nerv IX. Dicke 6 bis 9 kommen vor. Die Vertheilung der

¹ *Bufo variabilis* habe ich nur in den Gärten und öffentlichen Anlagen der Stadt Riga gefunden. An fünf anderen in Livland zerstreuten Orten, an denen ich Anuren sammelte, fand ich immer nur *Bufo cinereus*, die gemeine Kröte, der ich in Riga nie begegnet bin.

² Die Dicken sind hier und in allen folgenden Tabellen so geordnet, dass diejenigen voranstehen, die sich in der Folge als die primitivsten erwiesen.

³ Dicke 3 bis 0 kommt nur an den letzten Spinalnerven vor. An Nerv X bis II beobachtet man immer nur Dicke 4 und darüber.

Tabelle A.

Nerv XII		Nerv XI		Nerv X		Nerv IX		Nerv VIII		Nerv IV		Nerv III		Nerv II	
Dicke	Anzahl der Beob.	Dicke	Anzahl der Beob.	Dicke	Anzahl der Beob.	Dicke	Anzahl der Beob.	Dicke	Anzahl der Beob.	Dicke	Anzahl der Beob.	Dicke	Anzahl der Beob.	Dicke	Anzahl der Beob.
Häufigkeit in %		Häufigkeit in %		Häufigkeit in %		Häufigkeit in %		Häufigkeit in %		Häufigkeit in %		Häufigkeit in %		Häufigkeit in %	
1	4	1,0	7	5	1,3	9	242	60,5	8	2,0	127	31,8	6	3	0,8
0	396	99,0	6	4	1,0	8	101	25,3	11	0,3	199	49,5	5	2	0,5
Summe 400			5	17	4,3	7	41	10,3	8	1,0	65	16,3	8	2	0,5
der Beob.			4	29	7,3	6	15	4,8	9	0,5	5	1,3	9	1	0,3
			3	82	20,5	5	1	0,3	Summe 400		4	1,0	10	7	1,5
			2	99	24,8	Summe 400		Summe 400		7	11	2,8	11	5	1,3
			1	146	36,5					6	29	7,3	12	380	95,0
			0	18	4,5					5	82	20,5	Summe 400		
			Summe 400							4	258	64,5	Summe 400		
										Summe 400					

Fälle auf die verschiedenen Dicken ist hier sehr ähnlich wie beim vorigen Nerven, doch hat Dicke 9 kein so großes Übergewicht. Man kann sagen, dass Nerv IX im Großen und Ganzen etwas dünner ist als Nerv X.

Nerv VIII. Dicke 4 bis 8 kommen vor. Nahezu ein Dritttheil aller Fälle hat die Dicke 4, die Hälfte die Dicke 5. Der Rest vertheilt sich auf Dicke 6 bis 8, doch so, dass Dicke 7 und 8 äußerst selten sind.

Nerv IV. Die Dicke dieses Nerven variirt sehr stark, von 12 bis 4. Die Dicken 12 bis 8 kommen alle nur äußerst selten vor, im Ganzen in 5,1% aller Fälle. Von Dicke 7 an steigt die Häufigkeit des Vorkommens zunächst langsam, später rapide, so dass Dicke 4 die Mehrzahl der Fälle 64,5% auf sich vereinigt.

Nerv III. Die Verhältnisse dieses Nerven sind denen von Nerv IV in vielen Beziehungen sehr ähnlich. Bei beiden Nerven variirt die Dicke in sehr breiten Grenzen (hier kommen Dicke 6 bis 12 vor), bei beiden Nerven vereinigt ein Extrem der Dicke ein sehr hohes Maximum der Fälle auf sich. Die Dicke 12 liegt für Nerv III in 95% aller Fälle vor.

Nerv II. Dicke 4 bis 7 kommen vor. Der Nerv II hat in $\frac{2}{3}$ aller Fälle die Dicke 5. Der Rest vertheilt sich auf Dicke 4 und 6, mit geringer Bevorzugung von Dicke 6. Dicke 7 wurde nur in einem Falle angetroffen.

Die folgende Tabelle B 1 — 21 giebt eine Zusammenstellung aller vorgefundenen Dickenkombinationen je zweier Nerven derselben Körperseite. Angegeben ist immer die Anzahl der beobachteten Fälle; die procentische Vertheilung der Fälle innerhalb jeder Horizontalreihe ist in Klammern nebenbei gesetzt. Man findet z. B. in Tabelle B 1, dass Nerv XI die Dicke 3 in Summa 82 mal hatte. Der Nerv X derselben Körperseite hat dabei 65 mal die Dicke 9, 14 mal die Dicke 5 und 3 mal die Dicke 7. Dicke 6 und 5 des Nerven X, sonst wohl vorkommend, wurden keinmal in Kombination mit Dicke 3 des Nerven XI angetroffen. Da für jeden Nerven 400 Einzelbeobachtungen vorlagen, konnte ich hoffen, einen Einblick in die Relationen der Dicke der verschiedenen Nerven zu gewinnen.

Die Tabelle schreitet von den distalen zu den proximalen Nerven fort. Ich habe diese Anordnung aus folgendem Grunde gewählt. Der Schwanz der Anurenlarve¹ enthält noch eine ganze Reihe von

¹ Untersucht habe ich Larven von *Rana temporaria* und *Pelobates fuscus*.

Tabelle B.

1.

Dicke des Nerven XI	Dicke des Nerven X										Summe der Beob.
	9		8		7		6		5		
	Anzahl der Beob.	%	Anzahl der Beob.	%	Anzahl der Beob.	%	Anzahl der Beob.	%	Anzahl der Beob.	%	
7	3	60,0	2	(40,0)	—	—	—	—	—	—	5
6	2	50,0	2	(50,0)	—	—	—	—	—	—	4
5	17	100,0	—	(—)	—	—	—	—	—	—	17
4	27	93,1	2	(6,9)	—	—	—	—	—	—	29
3	65	79,3	14	(17,1)	3	3,7	—	—	—	—	82
2	67	67,7	25	(25,3)	6	6,1	1	1,0	—	—	99
1	61	41,8	53	(36,3)	23	15,8	9	6,2	—	—	146
0	—	(—)	3	(16,7)	9	50,0	5	27,5	1	(5,6)	18
Summe der Beob.	242	60,5	101	(25,3)	41	10,3	15	4,5	1	0,3	400

2.

Dicke des Nerven XI	Dicke des Nerven IX								Summe der Beob.
	6		7		8		9		
	Anzahl der Beob.	%	Anzahl der Beob.	%	Anzahl der Beob.	%	Anzahl der Beob.	%	
7	3	(60,0)	—	(—)	1	(20,0)	1	(20,0)	5
6	—	(—)	3	(75,0)	1	(25,0)	—	(—)	4
5	2	(11,8)	6	(35,3)	8	(47,1)	1	(5,9)	17
4	2	(6,9)	8	(27,6)	14	(48,3)	5	(17,2)	29
3	—	(—)	19	(23,2)	32	(39,0)	31	(37,8)	82
2	1	(1,0)	11	(11,1)	39	(39,4)	48	(48,5)	99
1	—	(—)	1	(0,7)	30	(20,5)	115	(78,8)	146
0	—	(—)	—	(—)	—	(—)	18	(100,0)	18
Summe der Beob.	8	(2,0)	48	(12,0)	125	(31,3)	219	(53,8)	400

Larven von *Bufo variabilis* konnte ich mir nicht verschaffen. Eine Froschlارve von 18 mm Länge, die ich in eine kontinuierliche Serie von Frontalschnitten zerlegte, ließ links noch einen Nervus spinalis XXI, rechts gar einen Nervus spinalis XXII erkennen. Die ganze Reihe der im Schwanze gelegenen Nerven war mit je einem Spinalganglion versehen.

5.

Dicke des Nerven XI	Dicke des Nerven III														
	6		7		8		9		10		11		12		
	Anzahl der Beob.	%	Anzahl der Beob.	%	Anzahl der Beob.	%	Anzahl der Beob.	%	Anzahl der Beob.	%	Anzahl der Beob.	%	Anzahl der Beob.	Summe der Beob.	
7	—	(—)	—	(—)	—	(—)	—	(—)	1	(20,0)	—	(—)	4	80,0	5
6	—	(—)	—	(—)	—	(—)	—	(—)	—	(—)	—	(—)	4	100,0	4
5	—	(—)	—	(—)	1	(5,9)	—	(—)	—	(—)	—	(—)	16	94,1	17
4	1	(3,5)	—	(—)	1	(3,5)	—	(—)	—	(—)	1	(3,5)	26	89,7	29
3	1	(1,2)	1	(1,2)	—	(—)	—	(—)	3	(3,7)	2	(2,4)	75	91,5	82
2	1	(1,0)	1	(1,0)	—	(—)	1	(1,0)	1	(1,0)	1	(1,0)	94	95,0	99
1	—	(—)	—	(—)	—	(—)	—	(—)	2	(1,4)	1	(0,7)	143	97,9	146
0	—	(—)	—	(—)	—	(—)	—	(—)	—	(—)	—	(—)	18	100,0	18
Summe d. Beob.	3	0,8	2	0,5	2	0,5	1	0,3	7	1,8	5	1,3	380	95,0	400

6.

Dicke des Nerven XI		Dicke des Nerven II								Summe der Beob.
		4		5		6		7		
		Anzahl der Beob.	%	Anzahl der Beob.	%	Anzahl der Beob.	%	Anzahl der Beob.	%	
7		—	(—)	4	80,0	1	(20,0)	—	—	5
6		—	(—)	4	(100,0)	—	(—)	—	—	4
5		2	(11,8)	8	(47,1)	7	(41,2)	—	—	17
4		4	(13,8)	20	(69,0)	5	(17,3)	—	—	29
3		16	(19,5)	51	(62,2)	15	(18,3)	—	—	82
2		15	(15,2)	66	(66,7)	17	(17,2)	1	1,0	99
1		22	(15,1)	102	(69,9)	22	(15,1)	—	—	146
0		1	(5,6)	13	(72,2)	4	(22,2)	—	—	18
Summe der Beob.		60	(15,0)	268	(67,0)	71	(17,8)	1	0,3	400

7.

Dicke des Nerven X	Dicke des Nerven IX								
	6		7		8		9		
	Anzahl der Beob.	%	Anzahl der Beob.	%	Anzahl der Beob.	%	Anzahl der Beob.	%	Summe der Beob.
9	7	(2,9)	46	(19,0)	105	(43,4)	84	(34,7)	242
8	1	(1,0)	2	(1,9)	18	(17,8)	80	(79,2)	101
7	—	(—)	—	(—)	1	(2,4)	40	(97,6)	41
6	—	—	—	—	1	(6,7)	14	(93,3)	15
5	—	(—)	—	—	—	(—)	1	(100,0)	1
Summe der Beob.	8	(2,0)	48	(12,0)	125	(31,3)	219	(54,8)	400

8.

Dicke des Nerven X	Dicke des Nerven VIII									
	4		5		6		7		8	
	Anzahl der Beob.	%	Anzahl der Beob.	%	Anzahl der Beob.	%	Anzahl der Beob.	%	Anzahl der Beob.	%
9	108	(41,6)	124	(51,2)	10	(4,1)	—	(—)	—	(—)
8	14	(13,9)	54	(53,5)	30	(29,7)	1	(1,0)	2	(1,9)
7	4	(9,8)	15	(36,6)	18	(43,9)	3	(7,3)	1	(2,4)
6	1	(6,7)	6	(40,0)	7	(46,7)	1	(6,7)	—	(—)
5	—	(—)	—	(—)	—	(—)	—	(—)	1	(100,0)
Summe der Beob.	127	(31,8)	199	(49,8)	65	(16,3)	5	(1,3)	4	(1,0)

9.

Dicke des Nerven X		Dicke des Nerven IV												Summe der Beob.					
		12	11	10	9	8	7	6	5	4									
	Anzahl der Beob.	%	Anzahl der Beob.	%	Anzahl der Beob.	%	Anzahl der Beob.	%	Anzahl der Beob.	%	Anzahl der Beob.	%	Anzahl der Beob.	%					
9	7	(2,9)	1	(0,4)	3	(1,2)	2	(0,8)	2	(0,8)	7	(2,9)	26	(10,7)	53	(21,9)	141	(58,3)	242
8	1	(1,0)	—	(—)	1	(1,0)	1	(1,0)	1	(1,0)	4	(4,0)	2	(2,0)	23	(22,8)	68	(67,3)	101
7	—	(—)	—	(—)	—	(—)	—	(—)	—	(—)	—	(—)	—	(—)	6	(4,6)	35	(85,4)	41
6	—	(—)	—	(—)	—	(—)	—	(—)	1	(6,7)	—	—	1	(6,7)	—	(—)	13	(86,7)	15
5	—	(—)	—	(—)	—	(—)	—	(—)	—	(—)	—	(—)	—	(—)	—	(—)	1	(100,0)	1
Summe der Beob.	8	(2,0)	1	(0,3)	4	(1,0)	3	(0,8)	4	(1,0)	11	(2,8)	29	(7,3)	82	(20,5)	258	(64,5)	400

11.

Dicke des Nerven X	Dicke des Nerven II								Summe der Beob.
	4		5		6		7		
	Anzahl der Beob.	%	Anzahl der Beob.	%	Anzahl der Beob.	%	Anzahl der Beob.	%	
9	42	(17,4)	157	(64,9)	42	(17,4)	1	0,4	242
8	13	(12,9)	69	(68,3)	19	(18,5)	—	—	101
7	3	7,3	32	78,0	6	14,6	—	—	41
6	1	6,7	10	66,7	4	26,7	—	—	15
5	1	100,0	—	—	—	—	—	—	1
Summe der Beob.	60	15,0	268	67,0	71	17,8	1	0,3	400

12.

Dicke des Nerven IX	Dicke des Nerven VIII										
	4		5		6		7		8		
	Anzahl der Beob.	%	Anzahl der Beob.	%	Anzahl der Beob.	%	Anzahl der Beob.	%	Anzahl der Beob.	%	Summe der Beob.
6	8	(100,0)	—	(—)	—	(—)	—	(—)	—	(—)	8
7	29	(60,4)	19	(39,6)	—	(—)	—	(—)	—	(—)	48
8	52	(41,5)	59	(47,2)	12	(9,6)	—	(—)	2	(1,6)	125
9	38	(17,4)	121	(55,3)	53	(24,2)	5	(2,3)	2	(0,9)	219
Summe der Beob.	137	(31,8)	199	(49,8)	65	(16,3)	5	(1,3)	4	(1,0)	400

13.

Dicke des Nerven IX	Dicke des Nerven IV											
	12	11	10	9	8	7	6	5	4			
	Anzahl der Beob.	Anzahl der Beob.	Anzahl der Beob.	Anzahl der Beob.	Anzahl der Beob.	Anzahl der Beob.	Anzahl der Beob.	Anzahl der Beob.	Anzahl der Beob.	Anzahl der Beob.	Summe der Beob.	
6	—	1	12,5	—	—	—	1	12,5	3	37,5	5	
7	3	—	—	1	2,1	1	4	8,4	12	25,0	48	
8	3	—	3	1	0,8	5	11	8,8	30	24,0	125	
9	2	—	1	1	0,5	5	13	5,9	37	16,9	219	
Summe der Beob.	8	1	4	3	4	11	29	7,3	82	20,5	400	

14.

Dicke des Nerven IX	Dicke des Nerven III														
	6		7		8		9		10		11		12		Summe der Beob.
	Anz. der Beob.	%	Anz. der Beob.	%	Anz. der Beob.	%	Anz. der Beob.	%	Anz. der Beob.	%	Anz. der Beob.	%			
6	—	(—)	—	(—)	—	(—)	—	(—)	1	12,5	—	(—)	7	87,5	8
7	—	(—)	1	(2,1)	2	(4,2)	—	(—)	—	(—)	1	(2,1)	44	(91,7)	48
8	1	(0,8)	1	(0,8)	—	(—)	1	(0,8)	3	(2,4)	1	(0,8)	118	(94,4)	125
9	2	(0,9)	—	(—)	—	(—)	—	(—)	3	(1,3)	3	(1,3)	211	(96,4)	219
Summe der Beob.	3	(0,8)	2	(0,5)	2	(0,5)	1	(0,3)	7	(1,8)	5	(1,3)	380	(95,0)	400

15.

Dicke des Nerven IX	Dicke des Nerven II								
	4		5		6		7		
	Anzahl der Beob.	%	Anzahl der Beob.	%	Anzahl der Beob.	%	Anzahl der Beob.	%	Summe der Beob.
6	2	(25,0)	5	(62,5)	1	(12,5)	—	(—)	8
7	6	(12,5)	34	(70,8)	8	(16,7)	—	(—)	48
8	24	(19,2)	82	(65,6)	19	(15,2)	—	(—)	125
9	28	(12,8)	147	(67,1)	43	(19,6)	1	(0,5)	219
Summe der Beob.	60	(15,0)	268	(67,0)	71	(17,8)	1	(0,3)	400

17.

Dicke des Nerven VIII	Dicke des Nerven III														Summe der Beob.
	6		7		8		9		10		11		12		
	Anz. der Beob.	o/o	Anz. der Beob.	o/o	Anz. der Beob.	o/o	Anz. der Beob.	o/o	Anz. der Beob.	o/o	Anz. der Beob.	o/o	Anz. der Beob.	o/o	
4	1	0,8	1	0,8	2	1,6	—	—	6	4,7	4	3,2	113	89,0	127
5	2	1,0	1	0,5	—	—	1	0,5	1	0,5	1	0,5	193	97,0	199
6	—	(—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	65	100,0	65
7	—	(—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	(—	5	100,0	5
8	—	(—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	(—	4	100,0	4
Summe der Beob.	3	0,8	2	0,5	2	0,5	1	0,3	7	1,8	5	1,3	380	95,0	400

18.

Dicke des Nerven VIII	Dicke des Nerven II								
	4		5		6		7		
	Anzahl der Beob.	%	Anzahl der Beob.	%	Anzahl der Beob.	%	Anzahl der Beob.	%	
4	25	(19,7)	84	(66,1)	18	(14,2)	—	(—)	127
5	26	(13,1)	136	(68,3)	36	(18,1)	1	(0,5)	199
6	7	(10,8)	42	(64,6)	16	(24,6)	—	(—)	65
7	1	(20,0)	3	(60,0)	1	(20,0)	—	—	5
8	1	(25,0)	3	(75,0)	—	(—)	—	—	4
Summe der Beob.	60	(15,0)	268	(67,0)	71	(17,8)	1	0,3	400

19.

Dicke des Nerven IV	Dicke des Nerven III														Summe der Beob.
	6		7		8		9		10		11		12		
	Anz. der Beob.	%	Anz. der Beob.	%	Anz. der Beob.	%	Anz. der Beob.	%	Anz. der Beob.	%	Anz. der Beob.	%	Anz. der Beob.	%	
12	3	37,5	2	25,0	2	25,0	1	12,5	—	(—)	—	(—)	—	(—)	8
11	—	(—)	—	(—)	—	(—)	—	(—)	1	100,0	—	(—)	—	(—)	1
10	—	(—)	—	(—)	—	(—)	—	(—)	2	50,0	1	25,0	1	25,0	4
9	—	(—)	—	(—)	—	(—)	—	(—)	—	(—)	2	66,7	1	33,3	3
8	—	(—)	—	(—)	—	(—)	—	(—)	3	75,0	—	(—)	1	25,0	4
7	—	(—)	—	(—)	—	(—)	—	(—)	1	9,1	2	18,2	8	72,7	11
6	—	(—)	—	(—)	—	(—)	—	(—)	—	(—)	—	(—)	29	100,0	29
5	—	(—)	—	(—)	—	(—)	—	(—)	—	(—)	—	(—)	82	100,0	82
4	—	(—)	—	(—)	—	(—)	—	(—)	—	(—)	—	(—)	258	100,0	258
Summe der Beob.	3	0,8	2	0,5	2	0,5	1	0,3	7	1,8	5	1,3	380	95,0	400

20.

Dicke des Nerven IV		Dicke des Nerven II								Summe der Beob.
		4		5		6		7		
		Anzahl der Beob.	%	Anzahl der Beob.	%	Anzahl der Beob.	%	Anzahl der Beob.	%	
12	3	(37,5)	5	(62,5)	—	(—)	—	(—)	8	
11	—	—	—	—	1	100,0	—	—	1	
10	1	25,0	3	75,0	—	—	—	—	4	
9	1	33,3	—	—	2	66,7	—	—	3	
8	3	75,0	—	—	1	25,0	—	—	4	
7	4	36,4	4	36,4	3	27,3	—	—	11	
6	9	31,0	14	48,3	6	20,7	—	—	29	
5	7	8,5	53	64,6	22	26,8	—	—	82	
4	32	12,4	189	73,3	36	14,0	1	0,4	258	
Summe der Beob.	60	15,0	268	67,0	71	17,8	1	0,3	400	

21.

Dicke des Nerven III	Dicke des Nerven II								Summe der Beob.
	4		5		6		7		
	Anzahl der Beob.	%	Anzahl der Beob.	%	Anzahl der Beob.	%	Anzahl der Beob.	%	
6	1	33,3	2	66,7	—	—	—	—	3
7	1	50,0	1	50,0	—	—	—	—	2
8	—	—	2	100,0	—	—	—	—	2
9	1	100,0	—	—	—	—	—	—	1
10	3	42,9	2	28,6	2	28,6	—	—	7
11	2	40,0	1	20,0	2	40,0	—	—	5
12	52	13,7	260	68,4	67	17,6	1	0,3	380
Summe der Beob.	60	15,0	268	67,0	71	17,8	1	0,3	400

Spinalnervenpaaren, die bei der Metamorphose verschwinden. Demnach ist ein erwachsenes Thier, dessen Nerven X, XI und XII die Dicken 9, 4 und 1 haben, der Larve ähnlicher als ein Thier, bei dem dieselben Nerven die Dicken 8, 2 und 0, oder 7, 1 und 0, oder gar 6, 0 und 0 aufweisen. Da aber die Larve, wenigstens im Großen und Ganzen, als ein Abbild der Vorfahren eines Thieres angesehen werden muss, so ist unter den vier eben angeführten Thieren in Bezug auf die Spinalnerven das erste als das primitivste, das

letzte als das am weitesten entwickelte zu betrachten. Diese Reduktion der Spinalnerven am hinteren Leibesende glaube ich als Schlüssel für das Erkennen primitiver und fortgeschrittener Zustände der übrigen Spinalnerven gebrauchen zu können.

Ich gehe an die Besprechung der einzelnen Theile der Tabelle B.

1) Während Nerv XI abnimmt, nimmt auch Nerv X ab.

Hat Nerv XI seine höchsten Dicken 7 bis 4, so hat auch Nerv X immer seine höchsten Dicken 9 und 8. Bei N.XI d.3¹ tritt N.X d.7 zum ersten Male auf. Bei N.XI d.2 kommt N.X d.6 hinzu und bei N.XI d.0, N.X d.5. Die Häufigkeit von N.X d.9 sinkt bei abnehmender Dicke von Nerv XI; bei N.XI d.0 wurde N.X d.9 gar nicht mehr angetroffen. Die Häufigkeit von N.X d.8 steigt mit abnehmender Dicke von Nerv XI, bis sie bei N.XI d.1 ihr Maximum erreicht, dann fällt sie wieder, indem sie N.X d.7 Platz macht. Die Häufigkeit von N.X d.7 und 6² steigt bei abnehmender Dicke von Nerv XI, um bei N.XI d.0 ihr Maximum zu erreichen.

2) Während Nerv XI abnimmt, wächst Nerv IX.

Abgesehen von den Unregelmäßigkeiten bei N.XI d.7 und 6, nehmen, bei fallender Dicke von Nerv XI, N.IX d.6, 7 und 8 an Häufigkeit ab, während N.IX d.9 unterdess immer häufiger wird.

3) Während Nerv XI abnimmt, wächst Nerv VIII.

Die geringste Dicke von Nerv VIII kommt, eine kleine Unregelmäßigkeit bei N.XI d.6 abgesehen, bei fallender Dicke von Nerv XI immer seltener vor. Unterdess wächst die Häufigkeit von N.VIII d.5, erreicht bei N.XI d.2 und 1 ihr Maximum, um dann wieder abzunehmen, N.VIII d.6 Platz machend. Die Häufigkeit von N.VIII d.6 wächst mit abnehmender Dicke von Nerv XI, um bei N.X d.0 ihr Maximum zu erreichen. Für N.VIII d.7 und 8 liegen nur neun Beobachtungen vor. Die Regelmäßigkeit der Tabelle erleidet durch dieselben eine zweite Unterbrechung, doch ist zu beachten, dass

¹ N.XI d.3 Abkürzung für Nerv XI Dicke 3.

² Die Vertheilung der Zahlen bei N.X d.7, 6 und auch 5 fügt sich der Regelmäßigkeit der übrigen Tabelle nicht vollständig. Bei den folgenden Einzeltabellen 2—6 wiederholt sich dieses zum Theil. Eine Erklärung dieses Umstandes muss in der geringen Anzahl der für N.XI d.7, 6 und 5 vorliegenden Beobachtungen gesucht werden. Man kann auch gar nicht erwarten, dass vier oder fünf Beobachtungen ein sehr getreues Bild des allgemeinen Verhaltens geben.

diese höchsten Dicken von Nerv VIII nur bei den geringeren Dicken von Nerv XI angetroffen wurden.

4) Während Nerv XI abnimmt, nimmt auch Nerv IV ab.

Der Gang der Procentzahlen ist bei der geringen Anzahl von Beobachtungen, die für N.XI d.7—5 einerseits und N.IV d.12—7 andererseits vorliegt, natürlich kein sehr regelmäßiger. Trotzdem ist der Einfluss der beiden Nerven auf einander unverkennbar. Ich will nur hervorheben, dass erstens: die größten Dicken (d.12—9) von Nerv IV nur bei den größeren Dicken (d.7—2) von Nerv XI vorkamen, und zwar 16mal bei 236 Beobachtungen, während sie bei den 164 Beobachtungen, die für N.XI d.1 und 0 vorliegen, keimmal angetroffen wurden, und dass zweitens: die geringste Dicke (d.4) von Nerv IV bei abnehmender Dicke von Nerv XI immer häufiger auftritt. Bei N.IV d.4, N.XI d.7—5 findet sich zwar eine Abweichung von dem soeben geschilderten Verhalten, doch ist darauf wenig Gewicht zu legen. Es ist zu berücksichtigen, dass N.XI d.7—5 nur 26 Beobachtungen, N.XI d.4—0 dagegen 374 Beobachtungen umfasst. Die aus letzterer Gruppe gezogenen Schlüsse ruhen also auf einer mehr als 14mal breiteren Basis, und geben demnach ein sehr viel getreueres Bild des allgemeinen Sachverhaltes.

5) Während Nerv XI abnimmt, wächst Nerv III.

Die Procentzahlen gehen auch hier aus ähnlichen Gründen wie in der vorigen Tabelle keinen sehr regelmäßigen Gang. Es lässt sich jedoch konstatiren, dass die geringeren Dicken (d.6—9) von Nerv III nur bei den größeren Dicken (d.5—2) von Nerv XI vorkommen. Ferner nimmt die Häufigkeit der größten Dicke (d.12) von Nerv III von N.XI d.4 an mit abnehmender Dicke von Nerv XI ständig zu.

6) Nerv XI und Nerv II zeigen keine Beziehungen zu einander.

Während die Dicke von Nerv XI abnimmt, schwankt die Häufigkeit von N.II d.4, 5 und 6 in geringem Grade und zwar ganz unregelmäßig um ihr Häufigkeitsmittel.

7) Während Nerv X abnimmt, wächst Nerv IX.

Bei abnehmender Dicke von Nerv X nehmen die geringeren Dicken (d.6—8) von Nerv IX an Häufigkeit ab, während die größte Dicke (d.9) von Nerv IX unterdess an Häufigkeit zunimmt.

8) Während Nerv X abnimmt, wächst Nerv VIII.

Bei abnehmender Dicke von Nerv X nimmt die Häufigkeit der geringsten Dicke (d.4) von Nerv VIII ständig ab. Die Häufigkeit von N.VIII d.5 nimmt unterdess Anfangs noch ein wenig zu, darauf

aber ab, um N.VIII d.6 Platz zu machen. N.VIII d.6 nimmt bei abnehmender Dicke von Nerv X an Häufigkeit ständig zu. Die größten Dicken (d.7 und 8) von Nerv VIII kamen bei den geringeren Dicken (d.8—5) von Nerv X in Summa 9mal, dagegen bei der größten Dicke (d.9) von Nerv X, die mehr als die Hälfte aller Beobachtungen umfasst, keinmal vor.

9) Während Nerv X abnimmt, nimmt auch Nerv IV ab.

Die größten Dicken (d.12—9) von Nerv IV kommen nur bei den größten Dicken (d.9 und 8) von Nerv X vor. Die geringste Dicke (d.4) von Nerv IV wird um so häufiger, je mehr die Dicke von Nerv X abnimmt.

10) Während Nerv X abnimmt, wächst Nerv III.

Die geringeren Dicken (d.6—9) von Nerv III kommen nur bei den größeren Dicken (d.9 und 8) von Nerv X vor. Die größte Dicke (d.12) von Nerv III nimmt bei abnehmender Dicke von Nerv X an Häufigkeit zu.

11) Nerv X und Nerv II zeigen keine ganz bestimmten Beziehungen zu einander.

Aus den Häufigkeitsänderungen von N.II d.4 und 5 scheint hervorzugehen, dass bei abnehmender Dicke von Nerv X die Dicke von Nerv II zunimmt. Die Häufigkeit von N.II d.6 zeigt aber keine Änderung in irgend einer bestimmten Richtung. Diese Verhältnisse bleiben bestehen, wenn wir, um mehr Übersicht zu gewinnen, N.X d.7—5 zusammenziehen. Es liegen hier 57 Beobachtungen vor, die sich auf N.II d.4, 5 und 6 folgendermaßen vertheilen 5 (8,8), 42 (73,7) und 10 (17,5). Dass N.II d.7 sich bei N.X d.9 findet, widerspricht zwar direkt den aus dem Verhalten von N.II d.4 und 5 gezogenen Schlüssen, doch ist darauf kein großes Gewicht zu legen. N.II d.7 wurde eben nur einmal beobachtet, und fand sich dann in der Gruppe (N.X d.9), die weit mehr als die Hälfte aller Beobachtungen vereinigt.

12) Während Nerv IX wächst, wächst auch Nerv VIII.

Bei zunehmender Dicke von Nerv IX nimmt die Häufigkeit der geringsten Dicke (d.4) von Nerv VIII ständig ab. N.VIII d.5 und 6 treten erst bei N.IX d.7 und 8 auf, und ihre Häufigkeit wächst bei zunehmender Dicke von Nerv IX. Die größten Dicken (d.7 und 8) von Nerv VIII wurden nur bei den größten Dicken (d.8 und 9) von Nerv IX angetroffen.

13) Während Nerv IX wächst, nimmt Nerv IV ab.

Da die größeren Dicken (d.12—7) von Nerv IV nur selten vor-

kommen, habe ich sie, um mehr Übersicht zu gewinnen, zu einer Gruppe vereinigt. Hält man diese Zahlen mit den in der Tabelle für N.IV d.6, 5 und 4 gegebenen Zahlen zusammen, so ist es deutlich, dass das Anwachsen des Nerven IX von d.7 auf d.8 auf das Verhalten von Nerv IV zwar keinen Einfluss hat, das Anwachsen des Nerven IX von d.6 auf d.7 und von d.8 auf d.9 aber die Dicke von Nerv IV in sehr ausgesprochener Weise beeinflusst. Bei zunehmender Dicke von Nerv IX nimmt die Häufigkeit aller größeren Dicken (d.12—7, 6 und 5) von Nerv IV ab, die Häufigkeit der geringsten Dicke (d.4) von Nerv IV nimmt unterdess zu.

14) Während Nerv IX wächst, wächst auch Nerv III.

Alle geringeren Dicken (d.6—11) von Nerv III kommen so selten vor, dass die Procentzahlen ihrer Häufigkeit recht unregelmäßig auf der Tabelle vertheilt erscheinen. Fasst man aber N.III d.6—11 in eine Gruppe zusammen, so sinkt, während Nerv IX die Dicken 6, 7, 8 und 9 durchläuft, die Häufigkeit dieser Gruppe N.III d.6—11 von 12,5% auf 8,3%, 5,6% und 3,7%. Die Häufigkeit der größten Dicke d.12 von Nerv III nimmt unterdess eben so kontinuierlich zu.

15) Nerv IX und Nerv II zeigen keine ganz bestimmten Beziehungen zu einander.

Die Procentzahlen zeigen einen recht unregelmäßigen Gang, da aber bei der größten Dicke (d.9) von Nerv IX, welche mehr als die Hälfte aller Beobachtungen umfasst, die geringste Dicke (d.4) von Nerv II hinter ihrer mittleren Häufigkeit von 15,0% ein wenig zurückbleibt, N.II d.5 dieselbe einhält, und die beiden größten Dicken (d.6 und 7) von Nerv II ihre mittlere Häufigkeit von 17,8% und 0,3% ein wenig überschreiten, so ist man zu der Annahme versucht, dass Nerv IX und Nerv II gemeinsam an Dicke zunehmen.

16) Während Nerv VIII wächst, nimmt Nerv IV ab.

Die größten Dicken (d.12—7) von Nerv IV kommen nur bei den geringeren Dicken (d.4 und 5) von Nerv VIII vor, und zwar häufiger bei N.VIII d.4 als bei N.VIII d.5. Die Häufigkeit von N.IV d.6 und 5 nimmt bei zunehmender Dicke von Nerv VIII ab, während die Häufigkeit der geringsten Dicke (d.4) von Nerv IV unterdess zunimmt. Bei N.VIII d.7 und 8 findet sich entsprechend der sehr

Dicke des Nerven IX	Dicke des Nerven IV 12—7	
	Anzahl der Beob.	%
6	1	(12,5
7	5	(10,4
8	13	(10,4
9	12	5,5
Summe der Beob.	31	7,8

geringen Anzahl der Beobachtungen eine Unregelmäßigkeit im Gange der Procentzahlen. Zu beachten ist, dass diese beiden größten Dicken von Nerv VIII nur bei den beiden geringsten Dicken (d.5 und 4) von Nerv IV angetroffen wurden.

17) Während Nerv VIII wächst, wächst auch Nerv III.

Alle geringeren Dicken (d.6—11) von Nerv III kommen nur bei den geringeren Dicken (d.4 und 5) von Nerv VIII vor, und zwar häufiger bei N.VIII d.4 als bei N.VIII d.5. Dem entsprechend steigt die Häufigkeit der größten Dicke (d.12) von Nerv III mit zunehmender Dicke von Nerv VIII, um schon bei N.VIII d.6 dauernd 100,0% zu erreichen.

18) Während Nerv VIII wächst, wächst auch Nerv II.

Um etwas übersichtlichere Zahlen zu erhalten, habe ich N.VIII d.6—8 zu einer Gruppe vereinigt. Die 74 Beobachtungen vertheilen sich dann auf N.II d.4, 5 und 6 wie folgt: 9 (12,2), 48 (64,9) und 17 (23,0). Hält man diese Zahlen mit den in der Tabelle für N.VIII d.4 und 5 vorliegenden zusammen, so sieht man, wie bei zunehmender Dicke von Nerv VIII die Häufigkeit der geringsten Dicke (d.4) von Nerv IV abnimmt, während die Häufigkeit der nahezu größten Dicke (d.6) von Nerv II unterdess zunimmt.

19) Während Nerv IV abnimmt, wächst Nerv III.

Die geringeren Dicken (d.6—9) von Nerv III kommen nur bei der größten Dicke (d.12) von Nerv IV vor. Die größte Dicke (d.12) von Nerv III tritt erst auf, nachdem Nerv IV bis auf die Dicke 10 herabgesunken ist. Bei weiterer Dickenabnahme von Nerv steigt die Häufigkeit von N.III d.12, um schon bei N.IV d.6 dauernd 100,0% zu erreichen.

20) Nerv IV und Nerv II zeigen keine Beziehungen zu einander.

Während Nerv IV an Dicke abnimmt, steigt die Häufigkeit von N.II d.5 aber auf Kosten von N.II d.4 und N.II d.6. Aus einem derartigen Verhalten lässt sich kein positiver Schluss ziehen.

21) Während Nerv III wächst, wächst auch Nerv II.

Da für N.III d.6—11 in Summa nur 20 Beobachtungen vorliegen, so ist der Gang der Procentzahlen nur ein sehr unregelmäßiger. Dem gegenüber ist zu beachten, dass die geringeren Dicken (d.6—9) von Nerv III nur bei den geringeren Dicken (d.4 und 5) von Nerv II vorkommen, und dass die größeren Dicken (d.6 und 7) von Nerv II sich nur bei den größeren Dicken (d.10—12) von Nerv III finden.

Alle diese Tabellen lassen ganz übereinstimmend als enger zu-

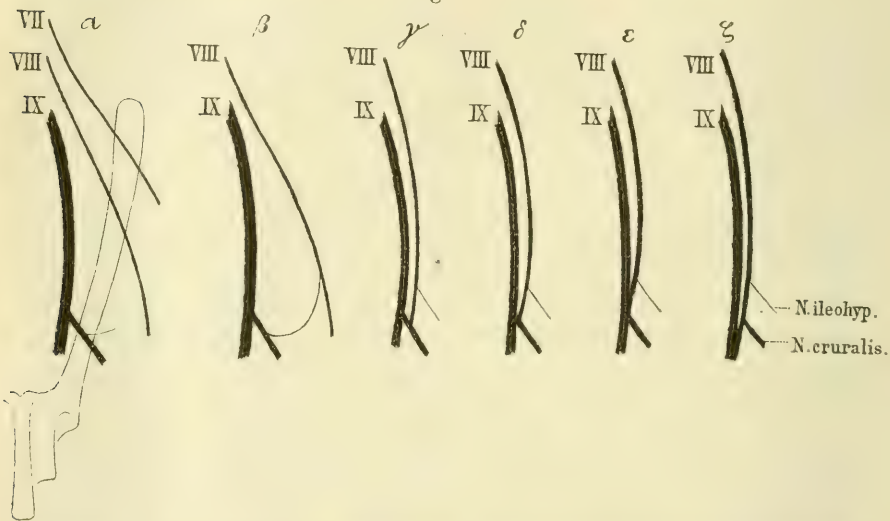
sammen gehörig erscheinen: einerseits, die größeren Dicken von Nerv XI, X und IV und die geringeren Dicken von Nerv IX, VIII und III; andererseits, die geringeren Dicken von Nerv XI, X und IV und die größeren Dicken von Nerv IX, VIII und III. Da nun, wie schon auf pag. 335 ausgeführt, die größten Dicken von Nerv XI und X als die primitivsten, zur Zeit noch vorkommenden Erscheinungsformen dieser beiden Nerven aufgefasst werden müssen, so ist jetzt auch bei Nerv IV die größte Dicke als die primitivste Erscheinungsform zu betrachten, während umgekehrt bei Nerv IX, VIII und III die größte Dicke als die höchste zur Zeit erreichte Entwicklung dieser Nerven gelten muss. Mit anderen Worten: es befinden sich zur Zeit Nerv XI, X und IV in einem Zustande der Reduktion ihrer Dicke, Nerv IX, VIII und III dagegen in einem Zustande der Dickenzunahme. Hieraus ergibt sich für den Plexus sacralis und brachialis, dass beide Plexus bestrebt sind ihren Schwerpunkt nach dem Kopfe zu verlegen.

Von den übrigen Spinalnerven hatten Nerv VI und V eine konstante Dicke; die Dicke von Nerv XII, VII und II war schwankend. Nerv XII fehlte 396mal, 4mal war er vorhanden und hatte die Dicke 1. In allen diesen vier Fällen war das Nervensystem auch im Übrigen als primitiv zu bezeichnen. Nerv VII hatte meist die Dicke 4, zuweilen die Dicke 5. Schon auf pag. 319 ist in der Anmerkung 1 hervorgehoben, dass die größere Dicke dieses Nerven nur bei den größeren Dicken von Nerv IX und VIII vorkommt. Somit stehen die Dicken von Nerv XII bis Nerv III in einer ganz ausgesprochenen Beziehung zu einander. Nerv II hat dagegen eine Ausnahmestellung. Seine Dicke schwankt, die Abhängigkeit von der Dicke der übrigen Spinalnerven ist dabei aber eine sehr geringe. Es entspricht dieses den sehr verschiedenen Verbreitungsgebieten von Nerv II einerseits, und von Nerv III bis XI resp. XII andererseits. Die letzteren innervieren den Rumpf und die Extremitäten, während Nerv II, der sog. Nervus hypoglossus, in der Hauptsache die Muskeln des Zungenbeines innerviert, und nur relativ wenig Fasern zu den Muskeln der Schulter und der Leibeswand sendet. Immerhin ist eine Abhängigkeit der Dicke dieses Nerven von der Dicke anderer Spinalnerven vorhanden. Tabelle B 18 und 21 sprechen dafür, dass Nerv II sich zur Zeit in einem Zustande der Dickenzunahme befinde. Tabelle B 11 und 15 unterstützen diese Auffassung, während Tabelle B 6 und 20 derselben nicht direkt widersprechen. Daraufhin glaube ich an-

nehmen zu müssen, dass Nerv II sich zur Zeit wirklich in einem Zustande der Dickenzunahme befinde.

Aber nicht nur die Dicke der Spinalnerven variirt, sondern auch ihre topographische Lage und ihr Verbreitungsgebiet. In den Beziehungen von Nerv VIII zum Plexus sacralis lassen sich 6 Formen unterscheiden. Ich gebe dieselben hier in schematischer Zeichnung wieder, und benenne dieselben zur bequemerer Verständigung mit den Buchstaben α , β , γ , δ , ε und ζ . In Form α und β zieht Nerv VIII schräg über die ventrale Fläche des Darmbeines hinweg. Bei Form α ist eine Verbindung des Nerven VIII mit dem Plexus nicht nach-

Fig. 3.



zuweisen, bei Form β verbindet ein ganz dünnes Nervenfädchen den Nerv VIII mit dem Anfangstheile des Nervus cruralis. Bei den übrigen Formen kreuzt Nerv VIII das Darmbein nicht, sondern zieht dem Nerven IX parallel direkt nach hinten, und vereinigt sich mit dem Plexus. Unter Berücksichtigung dieses Vereinigungspunktes und der Abgangsstelle des Nervus cruralis lassen sich noch 4 Formen unterscheiden. Form γ : Nerv IX giebt den N. cruralis ab, Nerv VIII vereinigt sich mit dem Anfangstheile desselben. Form δ : der N. cruralis geht von dem Vereinigungspunkte der Nerven VIII und IX ab. Form ε : Nerv VIII und IX vereinigen sich eine kurze Strecke vor der Abgangsstelle des N. cruralis. Form ζ : Nerv VIII giebt den N. cruralis ab, und vereinigt sich darauf mit dem Nerven IX¹.

¹ Die verschiedenen Formen habe ich zwar im Schema, gemäß ihrem wirk-

Nerv VIII befindet sich, wie oben gezeigt, in einem Zustande der Dickenzunahme. Man ist daher berechtigt diejenigen Formen des Plexus, die bei zunehmender Dicke von Nerv VIII gänzlich verschwinden, oder an Häufigkeit abnehmen, als die primitiveren anzusehen; diejenigen Formen dagegen, welche unterdess an Häufigkeit zunehmen, oder gar ganz neu auftreten, als die fortgeschritteneren zu bezeichnen. Eine Zusammenstellung über die Häufigkeit der

Tabelle C.

Dicke des Nerven VIII	Form der Beziehungen des Nerven VIII zum Plexus sacralis.											
	α		β		γ		δ		ε		ζ	
	Anz. der Beob.	%	Anz. der Beob.	%	Anz. der Beob.	%	Anz. der Beob.	%	Anz. der Beob.	%	Anz. der Beob.	%
4	8	(6,3)	1	(0,8)	38	(29,9)	50	(39,4)	30	(23,6)	—	(—)
5	2	(1,0)	3	(1,5)	73	(36,7)	73	(36,7)	48	(24,1)	—	(—)
6	—	(—)	—	(—)	10	(15,4)	26	(40,0)	21	(32,3)	8	(12,3)
7	—	(—)	—	(—)	—	(—)	3	(60,0)	1	(20,0)	1	(20,0)
8	—	—	—	—	—	—	1	25,0	—	—	3	75,0
Summe der Beob.	10	2,5	4	1,0	121	30,3	153	38,3	100	25,0	12	3,0
											400	

verschiedenen Formen bei den verschiedenen Dicken von Nerv VIII, wie sie sich auf Tabelle C findet, muss, von diesem Gesichtspunkte aus betrachtet, einen Einblick in die Geschichte der Umbildung dieses Theiles des Plexus sacralis gewähren.

Ursprünglich (Form α) ist Nerv VIII gleich den unmittelbar vor ihm gelegenen Nerven nur zur Innervation der Leibeswand bestimmt gewesen. Nerv VIII zieht, gleich Nerv VII, schräg über die ventrale Fläche des Darmbeines hinweg. Nerv IX giebt den N. cruralis ab. Von dem Anfangstheile desselben läuft ein feiner Nervenfaden quer über die ventrale Fläche des Darmbeines hinweg. Eine Verbindung von Nerv VIII mit dem Plexus sacralis ist nicht nachzuweisen. Form α kommt hauptsächlich bei N.VIII d.4 vor, wird aber auch bei N.VIII d.5 angetroffen. Dass dieser Nerv gelegentlich Dicke 5 erreicht, auch ehe er sich mit dem Plexus in Verbindung setzt, steht nicht vereinzelt da. Nerv VII, der sich nie an der Bildung des Plexus beteiligt, wächst gelegentlich gleichfalls auf Dicke 5 an. Man ist versucht in dieser Dickenzunahme von Nerv VII eine Vorbereitung zur Aufnahme in den Plexus zu erblicken.

lichen Vorkommen, mit verschiedenen Dicken von Nerv VIII gezeichnet, doch soll die Dicke von Nerv VIII nicht mit zur Definition der Form gehören.

Nerv VIII hat sich darauf (Form β) durch einen feinen Nerven-faden mit jenem Fädchen aus dem Anfangstheile des Nervus cruralis in Verbindung gesetzt. Damit ist Nerv VIII in den Plexus aufgenommen. Im Übrigen ist die Situation zunächst noch unverändert.

Weiterhin (Form γ) erstarkt die Verbindung des Nerven VIII mit dem Anfangstheile des N. cruralis. Nerv VIII erreicht seinen neuen Bestimmungsort jetzt nicht mehr auf einem Umwege, sondern in gerader Linie. Damit hat sich Nerv VIII auch in seiner Verlaufs-richtung den distal folgenden, schon früher zum Plexus gehörigen, Nerven angeschlossen. Das alte Verbreitungsgebiet wird aber nicht aufgegeben. Nerv VIII sendet einen dünnen Ast, den Nervus ileo-hypogastricus, über die ventrale Fläche des Darmbeines hinweg zur Leibeswand. Dieser N. ileohypogastricus ist hier und in allen folgenden Formen dem Ende von Nerv VIII in Form α und β homolog zu erachten¹. Während Nerv VIII von Dicke 4 auf Dicke 5 wächst, nimmt die Häufigkeit von Form γ zu, hauptsächlich auf Kosten der Form α . Bei weiterer Dickenzunahme von Nerv VIII verschwinden Form α und β vollständig. Form γ nimmt auch schon bei N.VIII d.6 an Häufigkeit sehr stark ab. Bei den 9 Beobachtungen, die für N.VIII d.7 und 8 vorliegen, wurde Form γ gar nicht mehr angetroffen. Es scheint, dass diese Form hier endgültig den drei folgenden Formen Platz gemacht hat.

Form δ und ε zeigen eine immer weiter nach vorn gehende Verlegung des Punktes, an dem Nerv VIII sich mit dem Plexus vereinigt. Beide Formen sind schon bei N.VIII d.4 nicht selten. Form ε nimmt bei zunehmender Dicke von Nerv VIII, wenigstens bis N.VIII d.6, an Häufigkeit zu. Dadurch erweist sich diese Form als eine fortgeschrittene.

Form ζ . Der N. cruralis wird hier von Nerv VIII abgegeben, der sich erst weiter hinten mit dem Nerven IX vereinigt. Diese Form kommt nur bei den allergrößten Dicken (d. 6—8) von Nerv VIII vor, und ist daher als die höchste zur Zeit erreichte Entwicklung dieses Theiles des Plexus zu betrachten. Form ζ lässt sich am einfachsten aus Form γ und δ ableiten. Die Verbindung von Nerv VIII und IX ist nach v. IHERING² eine gekreuzte. Nerv IX giebt Fasern

¹ Als offenbar sekundären Zustand findet man zuweilen zwei Nervi ileo-hypogastrici. In einem Falle gab Nerv VIII sogar drei ganz dünne Nerven ab, die über die ventrale Fläche des Darmbeines hinweg zur Leibeswand zogen.

² H. v. IHERING, Das periphere Nervensystem der Wirbelthiere als

zum N. cruralis ab. und Nerv VIII Fasern, die zum Nerven IX hinübertreten und sich in den N. ischiadicus begeben. Es brauchten also nur letztere Fasern vermehrt, die in umgekehrter Richtung verlaufenden dagegen vermindert zu werden, und Form γ ginge durch die Zwischenstufe δ in Form ζ über. Eine andere Ableitung der Form ζ wäre folgende. Der Plexus hat die Formen α , β , γ , δ durchlaufen und ist bei Form ε angelangt. Jetzt sendet Nerv VIII immer mehr Fasern zum Nerven IX und übernimmt dabei allmählich die Abgabe der Cruralisfasern. Nachher spaltet sich dann der einheitliche von Nerv VIII und IX gebildete Stamm wieder. Jetzt tritt zuerst Form δ zum zweiten Male als Zwischenstufe auf, darauf bei noch weiter nach hinten fortschreitender Spaltung Form ζ . Für diesen letzteren Modus der Umformung mit einer Folge der Formen α , β , γ , δ , ε , δ , ζ scheinen mir auf Tabelle C nicht nur die Häufigkeitszahlen von Form ε und ζ , sondern auch die von Form δ zu sprechen. Form δ hat zwei Häufigkeitsmaxima, das erste bei N.VIII d.4, das zweite bei N.VIII d.6 und 7. Dieses zweite Maximum erklärt sich ganz ungezwungen, wenn man annimmt, dass Form δ bei N.VIII d.6 in doppelter Eigenschaft, als Übergang von Form γ zu Form ε , und von Form ε zu Form ζ auftritt. Weiterhin bei N.VIII d.7 und 8 tritt dann Form δ nur noch als Übergang von Form ε zu Form ζ auf. Es liegen zwar für N.VIII d.7 und 8 in Summa nur 9 Beobachtungen vor, das Fehlen von Form γ und das Seltenwerden von Form ε sprechen aber durchaus für obige Auffassung.

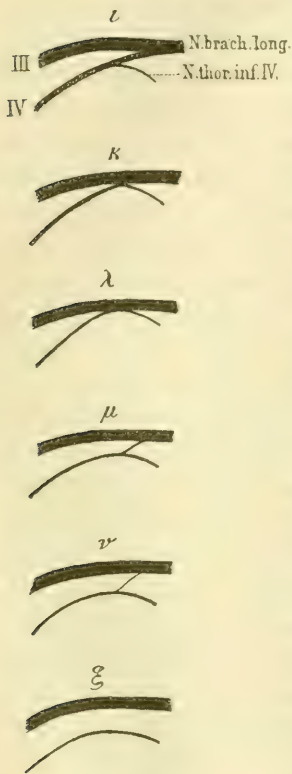
So weit gehen die Schlüsse, die ich glaube aus Tabelle C ziehen zu dürfen. Von Interesse ist, dass die Form des Plexus sacralis sich ändert, wenn die Dicke der zugehörigen Spinalnerven sich ändert, und dass ein Nerv (N.VIII), der ursprünglich nur für die Leibeswand bestimmt ist, zur Versorgung des Beines herangezogen wird, und allmählich eine immer größere Bedeutung für dasselbe gewinnt¹.

Grundlage für die Kenntnis der Regionenbildung der Wirbelsäule. Leipzig 1878. pag. 79.

¹ Der N. cruralis wird bei Form α vom Nerven IX bei Form ζ dagegen vom Nerven VIII abgegeben. v. IHERING müsste nach seiner Auffassung bei Form α Nerv IX, bei Form ζ Nerv VIII als Nervus furcalis bezeichnen. Übergänge zwischen beiden Formen, insbesondere Form β , dürften nach seiner Theorie nicht existiren. Nun zeigen aber meine Untersuchungen, dass Nerv VIII sich ganz allmählich die topographische Lage, die Form und das Verbreitungsgebiet aneignet, die ursprünglich dem Nerven IX zukommen. Man sieht, die Eigenschaften eines sogenannten Nervus furcalis gehen allmählich von einem Nerven

Welche Veränderungen der Form und Zusammensetzung des Plexus sacralis durch die Dickenabnahme der letzten Spinalnerven bedingt werden, habe ich nicht eingehend untersucht. Bemerkens-

Fig. 4.



werth ist, dass Nerv XI, wenn er dick ist, den allergrößten Theil seiner Fasern zum Plexus sacralis sendet, und zwar entweder zum Nerven X oder zu den schon vereinigten Nerven X und IX, d. i. zum Nervus ischiadicus. Ist Nerv XI dagegen dünn, so lässt sich eine Verbindung mit dem Plexus sacralis häufig nicht konstatiren. Demnach scheint Nerv XI aus dem Plexus gelöst zu werden, ehe er einer vollständigen Reduktion anheimfällt.

In den Beziehungen von Nerv IV zum Plexus brachialis lassen sich nebenstehende sechs Formen¹ unterscheiden. Entweder giebt Nerv IV, bevor er sich mit Nerv III verbindet, einen Nervus thoracicus inferior IV ab, wobei die Verbindung zum Nerven III hin, dicker (Form *ι*), gleich dick (Form *μ*) oder dünner (Form *ν*) sein kann als der N. thoracicus inferior. Oder: der ganze Nerv IV verbindet sich mit Nerv III, der N. thor. inf. wird an der Vereinigungsstelle von Nerv IV und III (Form *κ*) oder erst weiter zur Seite vom vereinigten Stamme, dem N. brachialis longus abgegeben (Form *λ*). Endlich kann Nerv IV in einen N. thor. inf. übergehen ohne eine Verbindung mit Nerv III zu besitzen (Form *ξ*).

Über die Häufigkeit des Vorkommens dieser verschiedenen For-

auf den anderen über, und der Nervus furcalis ist durchaus nicht ein fester Punkt, wie v. IHERING mit so großer Sicherheit behauptet. Hauptsächlich auf diese irrige Voraussetzung hatte v. IHERING seine Ex- und Intercalationstheorie gegründet. Ausführlich auf diese Theorie einzugehen, dafür liegt eine Veranlassung kaum mehr vor. Ich verweise auf M. FÜRBRINGER, Zur Lehre von der Umbildung der Nervenplexus. Morph. Jahrbuch. Bd. V. 1879. pag. 324 ff. und auf DAVIDOFF, Über die Varietäten des Plexus lumbosacralis von Salamandra maculosa. Morph. Jahrbuch. Bd. IX. 1884. pag. 401 ff.

¹ Die Dicke der Nerven III und IV gehört auch hier nicht zur Definition der Form.

men bei den verschiedenen Dicken von Nerv IV giebt Tabelle D¹ Aufschluss. Auf Grund dieser Tabelle glaube ich über den inneren Zusammenhang der verschiedenen Formen des Plexus Folgendes aussagen zu können. Form ι erweist sich dadurch, dass sie bei den größten Dicken (d.12 und 11) von Nerv IV durchaus vorherrscht, und dann bei abnehmender Dicke von Nerv IV an Häufigkeit abnimmt, als die älteste Form. Beim Übergange von N.IV d.6 zu

Tabelle D.

Dicke des Nerven IV		Form der Beziehungen des Nerven IV zum Plexus brachialis.												
		ι		κ		λ		μ		ν		ξ		
Anz. der Beob.	%	Anz. der Beob.	%	Anz. der Beob.	%	Anz. der Beob.	%	Anz. der Beob.	%	Anz. der Beob.	%	Anz. der Beob.	%	Summe der Beob.
12	5 (71,4)	—	(—)	2 (28,5)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	7
11	1 (100,0)	—	(—)	—	(—)	—	—	—	—	—	—	—	—	1
10	2 (50,0)	1 (25,0)	—	1 (25,0)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	4
9	1 (50,0)	—	(—)	1 (50,0)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	2
8	1 (33,3)	—	(—)	2 (66,7)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	3
7	4 (44,4)	1 (11,1)	—	4 (44,4)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	9
6	8 (32,0)	5 (20,0)	—	11 (44,0)	1 (4,0)	—	—	—	—	—	—	—	—	25
5	6 (8,1)	12 (16,4)	—	30 (41,1)	2 (2,7)	23 (31,5)	—	—	—	—	—	—	—	73
4	3 (1,4)	23 (10,7)	—	29 (13,4)	5 (2,3)	151 (69,9)	5 (2,3)	—	—	—	—	—	—	216
Summe d. Beob.	31 (9,1)	42 (12,4)	—	80 (23,5)	8 (2,4)	174 (51,1)	5 (1,5)	—	—	—	—	—	—	340

N.IV d.5 zeigt die Häufigkeit von Form ι einen Sprung. Beseitigt wird dieser Sprung, wenn man Form μ und ν als direkte Fortsetzung von Form ι auffasst. Und in der That ist es sehr wohl verständlich, wie aus Form ι die Formen μ und ν entstehen konnten. Nerv IV wird immer dünner, und sendet in Folge dessen immer weniger Fasern zur Vereinigung mit dem Nerven III ab. Dabei entsteht zunächst eine selten anzutreffende Übergangsform μ , und dann Form ν . Als letzte Konsequenz dieses Vorganges entsteht Form ξ . Das Verbindungs-flächen von Nerv IV zum Nerven III ist verschwunden. Nerv IV ist aus dem Plexus gelöst, behält aber seinen nach vorn gerichteten bogenförmigen Verlauf bei. Dass die Form ξ wirklich die am weitesten fortgeschrittene Form ist, geht direkt aus Tabelle D hervor, denn sie ist die einzige Form, die ihr Vorkommen auf die geringste Dicke (d. 4) von Nerv IV beschränkt.

¹ Es liegen hier statt 400 nur 340 Beobachtungen vor, da ich Anfangs beim Aufbewahren von Bufo var. den Kopf und die vorderen Extremitäten entlernte.

Andererseits schieben sich die beiden eng zusammengehörigen Formen α und λ durch ihre bei abnehmender Dicke von Nerv IV zuerst steigende, dann wieder stark abnehmende Häufigkeit als Übergangsformen zwischen Form ι und die Formen μ , ν und ξ ein. Die Umformung des Plexus hat diesen Umweg über die Formen α und λ , wie es scheint häufiger eingeschlagen, als den zuerst besprochenen direkteren Weg der Verwandlung von Form ι in die Formen μ , ν und ξ , denn bei N.IV d.8—5 umfassen die Formen α und λ mehr als die Hälfte der Fälle.

Einer der primitivsten Plexus, die ich bei *Bufo* var. beobachtete, ist auf Taf. XII in Fig. 1 abgebildet. Der sehr dicke Nerv IV giebt einen N. thor. inf. ab, bevor er sich mit einem Theile des sehr viel dünneren Nerven III zum N. brach. long. vereinigt. Der Vereinigungspunkt von Nerv IV und III liegt ganz auffallend weit zur Seite. Diese späte Vereinigung der Nerven IV und III zeigte die Mehrzahl der ganz primitiven Plexus. Demnach ist anzunehmen, dass die Formen α und λ aus Form ι entstanden, indem der Vereinigungspunkt der Nerven IV und III immer näher an die Medianebene heranrückte: dabei entstand erst Form α darauf Form λ . Die direkte Verlegung der Abgangsstelle des N. thor. inf. IV scheint eine sehr viel geringere Rolle zu spielen.

Form λ , die bei N.IV d.9—5 so häufig vorkommt, ist bei N.IV d.4 relativ selten. Hier wird Form ν herrschend. Demnach geht Form λ unter Lockerung der Verbindung von Nerv IV und III in Form μ und ν über. Form α muss dabei zum zweiten Male als Zwischenform auftreten. Dafür, dass Form ν wenigstens in einem Theile der Fälle von Formen abstammt, bei denen der N. thor. inf. von den vereinigten Nerven IV und III abgegeben wurde, spricht auch der Umstand, dass der Verbindungsfaden zuweilen von Nerv III zu Nerv IV hinläuft, und nicht wie gewöhnlich in umgekehrter Richtung. In Bezug auf Form ν ist noch zu erwähnen, dass die Verbindung von Nerv IV und III im Allgemeinen um so kürzer ist je dicker sie ist, und um so länger je dünner sie ist. Da die dickere Verbindung zweifelsohne die primitivere ist, so spricht sich in dem dünnen und langen Verbindungsfädchen ein Bestreben des Nerven IV aus nicht nur seine Verbindung mit dem Nerven III aufzugeben, sondern auch sich von diesem Nerven zu entfernen.

Wie nun die Umbildung des Plexus im Einzelnen auch vor sich gegangen sein möge, so steht fest: Nerv IV, ein Nerv, der ursprünglich der Hauptnerv des Plexus brachialis ist,

verliert beim Vorwärtswandern des Plexus seine Bedeutung für den Arm immer mehr, und wird schließlich aus dem Plexus gelöst, und ganz an den Rumpf abgetreten.

Welche Veränderungen unterdess in den Beziehungen von Nerv III und II zu einander eintreten, habe ich nicht untersucht, glaube aber, dass Nerv II im Begriff steht sich enger an den Plexus anzuschließen. Abgesehen von der inneren Wahrscheinlichkeit dieser Annahme, stütze ich mich auf folgende Beobachtung (Taf. XII Fig. 2.) In einem der Fälle, in welchem Nerv IV keine Verbindung mit dem Nerven III hatte, der Plexus also in dieser Beziehung sein allerfortgeschrittenstes Verhalten zeigte, lief Nerv III. ehe er seitlich in den Arm zog, ungewöhnlich stark nach vorn, und vereinigte sich mit dem ganzen Nerven II. Weiter seitlich gab dann der vereinigte Stamm den N. hypoglossus ab. An *Rana temporaria* und *esculenta* habe ich ähnliche Beobachtungen gemacht.

Ich glaube somit aus dem Vergleiche der an erwachsenen Thieren vorkommenden Variationen unter Heranziehung der Entwicklungsgeschichte gezeigt zu haben, dass der Plexus brachialis von *Bufo* var. nach dem Kopfe zu wandert. Es erübrigt hier nur noch einen Blick auf die vergleichende Anatomie zu werfen.

Bei *Salamandra maculata*, *Proteus anguineus* und *Siredon Axolotl* sind nach FÜRBRINGER¹ Nerv III und IV die beiden dicksten Nerven des Plexus brachialis. Die freie Extremität wird innervirt hauptsächlich von Elementen dieser beiden Nerven. Nerv IV ist dabei ein wenig, bei *Siredon* nach der Abbildung², die FÜRBRINGER giebt, sogar bedeutend dicker als Nerv III. Hierin stimmen die primitiven Plexus von *Bufo* var. mit dem Plexus der Urodelen überein, denn dass bei *Bufo* var. die Nerven III und IV zu einem einheitlichen, in den Arm ziehenden Stamme zusammentreten, während diese Nerven bei den Urodelen ein wirkliches Geflecht bilden, ist von untergeordneter Bedeutung. Ein wesentlicher Unterschied zwischen *Bufo* var. und den Urodelen besteht aber darin, dass bei letzteren sich der dünne Nerv V durch einen feinen Nervenfaden mit dem Plexus in Verbindung setzt. Bei *Cryptobranchus japonicus*³ ist Nerv V sogar ein kräftiger Nerv und auch Nerv VI gehört mit zum Plexus.

¹ M. FÜRBRINGER, Zur vergleichenden Anatomie der Schultermuskeln. I. Jenaische Zeitschrift. Bd. VII. 1873. pag. 253.

² I. I. Taf. XIV Fig. 3.

³ HUMPHRY, The Muscles and Nerves of the *Cryptobranchus japonicus*.

Vergleicht man meine Figuren 1 und 2 und die angeführte Figur FÜRBRINGER's unter einander, so ist in Bezug auf die Betheiligung der Spinalnerven an der Bildung des Plexus brachialis der Unterschied zwischen den beiden Plexus von *Bufo var.* größer als zwischen dem primitiven Plexus von *Bufo var.* und dem von Siredon. Der einzige wesentliche Unterschied besteht hier, wie gesagt, in dem Verhalten des Nerven V. Doch auch dieser Unterschied ist nicht durchgreifend zwischen Anuren und Urodelen. Bei *Pelobates fuscus* konnte v. IHERING¹ in einem Falle das Vorhandensein eines feinen Astes konstatiren, welcher sich vom Nerven V zum Nerven IV begab. Er deutete dieses Verhalten mit Recht als Urodelenähnlichkeit. Nach meinen Untersuchungen betheiligt sich Nerv V bei *Pelobates fuscus* sehr häufig an der Bildung des Plexus brachialis, und bisweilen ist der Ast, den Nerv V zum Nerven IV sendet, sogar recht stattlich. Auch bei *Rana temporaria* konnte ich die Betheiligung des Nerven V an der Bildung des Plexus brachialis als Atavismus beobachten. Bei sehr großem Materiale dürften sich ähnliche Fälle auch bei den anderen Anurenarten finden.

In welcher Richtung der Plexus brachialis der Urodelen wandert, darüber kann man zur Zeit nur Vermuthungen haben. Für *Bufo variabilis* aber, und wie ich hier voraus bemerken will, auch die übrigen von mir untersuchten Anuren steht die Richtung des Wanderns fest, sie führt nach dem Kopfe zu. Damit treten die Anuren in einen Gegensatz zu den amnioten Wirbelthieren, den Reptilien, Vögeln und Säugern, bei denen nach allen bekannt gewordenen entwicklungsgeschichtlichen und vergleichend-anatomischen Thatsachen die Halsregion an Länge zunimmt, die vordere Extremität und ihr Nervenplexus somit vom Kopfe weg wandern. Dieser Gegensatz zwischen den anuren Amphibien einerseits und den Amnioten andererseits ist meines Wissens in der Litteratur nie betont worden. Selbst FÜRBRINGER² sagt gelegentlich einer Besprechung seiner am Plexus brachialis der Urodelen, Anuren und Chelonier³ gemachten Untersuchungen nur: »Ich entschied mich sonach (— Angesichts der über-

Journal of the Anatomie and Physiologie. Vol. VI. Cambridge and London 1871. pag. 1 ff.

¹ v. IHERING, Das periph. Nervensystem etc. pag. 61.

² M. FÜRBRINGER, Zur Lehre von der Umbildung der Nervenplexus. Morph. Jahrbuch. Bd. V. 1879. pag. 329.

³ In Anm. 2 derselben Seite giebt FÜRBRINGER eine Zusammenstellung darüber, aus welchen Nerven sich der Plexus brachialis der von ihm untersuchten Urodelen, Anuren, Chelonier, Saurier und Krokodile zusammensetzt.

zeugenden Kraft von ROSENBERG's Untersuchungen —) für eine Konstanz der Wirbelreihe und für eine Verschiebung und Umformung des Plexus brachialis, die im vorliegenden Falle vorwiegend in distaler Richtung erfolgt sein musste.« Das »vorwiegend« soll wahrscheinlich auf den zwischen Anuren und Cheloniern bestehenden Gegensatz hinweisen.

An der Wirbelsäule von *Bufo var.*¹ fand ich eine Reihe von Variationen. Von den 212 erwachsenen Exemplaren zeigten, wie Eingangs erwähnt, 12 Exemplare Verschmelzungen von Wirbeln. Durch mikroskopische Untersuchung konnte ich mich überzeugen, dass dabei die Knochenlamellen benachbarter Wirbel kontinuierlich in einander übergehen, und die Markräume stellenweise mit einander kommunizieren. Die Fälle von Wirbelsynostose bei erwachsenen Thieren stelle ich voran, um darauf eine andere Variation der Wirbelsäule, speciell des Verhaltens des Querfortsatzes von Wirbel III, zu besprechen, und schließlich auf Befunde an der Wirbelsäule eben metamorphosirter Thiere einzugehen.

Die Synostose betraf zweimal Wirbel I und II, einmal Wirbel I. II und III, einmal Wirbel V und VI, dreimal Wirbel VI und VII, einmal Wirbel VIII und IX und viermal den Wirbel IX und das Urostyl.

Bei Beschreibung der einzelnen Wirbelsäulen stelle ich jedes Mal die auf der Zählkarte notirten Dicken von Nerv II—IV und Nerv VIII—XI der rechten und linken Seite voraus, und gebe auch an, welche Beziehungen Nerv IV zum Plexus brachialis und Nerv VIII zum Plexus sacralis hatte. Die Nerven V—VII waren allemal, wo keine besonderen Angaben über dieselben gemacht sind, in normaler Dicke vorhanden.

	EX. 1.	
	R.	L.
brachialis und Nerv VIII zum Plexus sacralis hatte.	5	5
Die Nerven V—VII waren allemal, wo keine besonderen Angaben über dieselben gemacht sind, in normaler Dicke vorhanden.	12	12
	7	5
	—	—
	—	—
Bufo var. Exemplar 1 zeigte eine Verwachsung der Wirbel I und II. Diese beiden Wirbel waren in der Richtung von vorn nach hinten ein wenig verkürzt.	γ 5	5 γ
Wirbel II hat jederseits einen Querfortsatz. Bei Betrachtung von der ventralen Seite her sieht man dort,	8	9
wo das Gelenk zwischen den Körpern beider Wirbel zu erwarten wäre, besonders deutlich bei durchfallendem Lichte, zwei hellere	9	9
	2	1

¹ Die makroskopischen Untersuchungen wurden alle an Alkoholpräparaten ausgeführt.

Bogenlinien, die jederseits dicht vor der Wurzel des Querfortsatzes beginnend mit nach vorn gerichteter Konkavität der Medianebene zustreben, dieselbe aber nicht erreichen. Die rechte Bogenlinie hört erst kurz vor der Medianebene auf, die linke schon früher. Es ist dieses die Andeutung der ursprünglichen Grenze beider Wirbelkörper. An den Bögen lässt sich bei Betrachtung von der dorsalen Seite her die Grenze zwischen beiden Wirbeln noch erkennen und zwar rechts als ganz feine Reliefzeichnung, links dagegen als Spalt der in den Wirbelkanal führt. Die übrigen Theile der Wirbelsäule zeigten nichts Auffälliges.

Die ersten vier Wirbel dieses Exemplares wurden nach der Methode von THOMA¹ mit Salpetersäure entkalkt und in eine kontinuierliche Serie von Sagittalschnitten zerlegt. An den Bögen zeigte die Gegend der Gelenkfortsätze der rechten Seite eine besonders innige Vereinigung beider Wirbel. In breiter Ausdehnung gehen die Systeme der Knochenlamellen und der Markräume in einander über. Der dorsale leicht konkave Kontour lässt die Grenze der beiden Wirbel hier nur noch als eine ganz kleine Einkerbung erkennen. Als Grenze der Wirbelkörper findet sich hyaliner Knorpel, der in den seitlichen Partien noch mit einem, am Foramen intervertebrale beginnenden, Gelenkspalt versehen ist. Weiter zur Medianebene hin schwindet zuerst der Spalt, der Intervertebralknorpel setzt sich noch eine Strecke weiter fort, wird aber bald dorsal und ventral von einer für Wirbel I und II gemeinsamen Knochenhülle eingescheldet. Weiterhin schwindet der Knorpel vollständig, und die Markräume der beiden Wirbel treten mit einander in Verbindung.

Ex. 2.	
R.	L.
5	5
12	12
4	4
—	—
—	—
6	5
9	9
8	8
1	2

Bufo var. Exemplar 2 (Taf. XII Fig. 3). Wirbel I und II sind verschmolzen, und in der Richtung von vorn nach hinten stark verkürzt. Eine Grenze ist zwischen beiden Wirbelkörpern nicht zu sehen. Ein Querfortsatz ist nur auf der linken Seite vorhanden. Das Intervertebralloch für den Nerven II derselben Seite hat eine sehr eigenthümliche Lage. Es findet sich nicht, wie zu erwarten, von dem Querfortsatze, sondern in der Mitte der ventralen Fläche der Basis des Querfortsatzes von Wirbel II. Dieses bei Bufo var. abnorme Verhalten entspricht genau dem bei *Pipa americana*

¹ Beschrieben in Zeitschr. für wissensch. Mikr. 1891. Bd. VIII. Heft 2. pag. 191.

normalen, und ist wohl auf ein besonders frühes Verschmelzen der Wirbelbögen, und ein nachheriges sehr geringes Wachsthum der verschmolzenen Wirbel in der Richtung von vorn nach hinten, bei kräftiger Entwicklung der Basis des Querfortsatzes, zurückzuführen. Bei Betrachtung von der Dorsalseite her ist durchaus keine Grenze zwischen den Bögen der Wirbel I und II zu erkennen. Wirbel III hat sehr eigenthümlich gestaltete Querfortsätze. Beiderseits findet sich am vorderen Rande des Querfortsatzes ein annähernd dreieckiger knöcherner Vorsprung. Ich will denselben als Dorn bezeichnen. Dieses Gebilde wird uns noch mehrfach am Querfortsatze von Wirbel III begegnen. Der rechte Dorn ist hier besonders stark entwickelt und reicht so weit nach vorn, dass er hier die Stelle einnimmt, die dem fehlenden rechten Querfortsatze von Wirbel II zukäme. An der Spitze dieses Dornes findet sich eine kleine Facette, die darauf hindeutet, dass hier bei der Präparation eine knorpelige Apophyse verloren gegangen ist. Die übrigen Theile der Wirbelsäule zeigten nichts Auffälliges.

Bufo var. Exemplar 3. Wirbel I, II und III sind verschmolzen. Der Wirbelkomplex ist in der Richtung von vorn nach hinten stark verkürzt, dabei in hohem Grade asymmetrisch. Die rechte Seite ist sehr viel kürzer als die linke. Die Gelenkpfanne für den rechten Condylus occipitalis liegt viel weiter nach hinten als die für den linken. Sie findet sich ziemlich genau dem Intervertebralloche für den linken Nerven II gegenüber. Außerdem erstreckt sich die rechte Gelenkpfanne sehr viel weniger weit dorsalwärts als die linke. Der mit dem Körper von Wirbel IV artikulirende Gelenkkopf ist gleichfalls asymmetrisch, die rechte Seite ist schwächer entwickelt als die linke. Das Gebilde hat links zwei Foramina intervertebralia und zwei Querfortsätze. Die Foramina intervertebralia finden sich als relativ schmale, senkrechte Spalten zwischen den gleichfalls verschmälerten aufsteigenden Theilen der Bögen von Wirbel I—III. Die beiden Querfortsätze sind sich stark genähert und divergiren sehr viel weniger als normal, da hier auch der Querfortsatz von Wirbel III nach außen und vorn läuft. Rechts dagegen findet sich weder ein Intervertebralloch noch ein Querfortsatz. Nebenbei in der Muskulatur steckte ein loses, mit einem knorpeligen Anhange versehenes Knochenstückchen, das seiner Gestalt nach als abgetrennter Querfortsatz von Wirbel III aufgefasst werden musste. Nerv II der rechten

Ex. 3.	
R.	L.
1	6
12	12
4	4
—	—
—	—
5	5
8	8
9	9
2	2

Seite war äußerst dünn und trat zwischen Schädel und Wirbelsäule aus, dorsal von dem in dieser Richtung abnorm wenig ausgedehnten Occipito-vertebralgelenke. Nerv III und IV, die sich sehr bald vereinigten, traten aus einer einzigen sehr großen Öffnung hervor, die sich zwischen Wirbel IV und dem Wirbelkomplexe findet. Somit fehlte rechts der aufsteigende Theil des Bogens von Wirbel III. Von dem Foramen intervertebrale für den linken Nerven II strebt eine kleine Knochenleiste der Medianebene zu, erreicht dieselbe aber nicht. Weitere Andeutungen von Grenzen sind an den verschmolzenen Wirbelkörpern nicht zu entdecken. Bei Betrachtung von der Dorsal-seite her zeigen die Bögen von Wirbel II und III eine nahezu symmetrische Lage, der Grad ihrer Verschmelzung ist aber auf beiden Seiten ein sehr verschiedener. Rechts ist die Verschmelzung vollständig, die Andeutung einer Grenze findet sich hier nur in nächster Nähe der Medianebene als Reliefzeichnung. Links dagegen sind nur die Gelenkfortsätze verschmolzen, im übrigen horizontalen Theile sind die beiden Bögen durch einen Spalt getrennt. Die linke Bogenhälfte von Wirbel I ist mit dem Bogen von Wirbel II nirgends verwachsen. Die auffallend schmale Knochenspange erreicht die Medianebene nicht, und hat ein freies abgestumpftes Ende. Rechts fehlt der horizontale Theil des Bogens von Wirbel I vollständig. Der aufsteigende Theil dieses Bogens fehlte hier entweder gleichfalls, oder er war, sei es mit dem auffallend stark entwickelten Condylus occipitalis der rechten Seite, sei es mit dem Bogen von Wirbel II innig verschmolzen. Die Lage des Nerven II gestattet alle drei Annahmen. Es ist ja gewiss nicht undenkbar, dass sich gelegentlich ein weiterer Wirbel¹ der Occipitalregion des Schädels anschließt. Die mikroskopische Untersuchung des entkalkten Schädels bot aber im konkreten Falle keinen Anhalt für diese Annahme; außerdem fand ich bei eben metamorphosirten Thieren asymmetrische Entwicklung der Occipitalregion des Schädels durchaus nicht selten. Dabei waren Körper und aufsteigender Theil des Bogens von Wirbel I immer beiderseits vorhanden, aber asymmetrisch. Durch diesen Befund wird es ganz unwahrscheinlich, dass bei Exemplar 3 ein Theil des Wirbel I zum Schädel hinzugezogen war. Der Vergleich mit dem weiter unten beschriebenen juvenilen Exemplare 18 dagegen, bei welchem rechts Nerv II und der horizontale Theil des Bogen von Wirbel I fehlen,

¹ Vergleiche P. Störr, Zur Entwicklungsgeschichte des Anurenschädels. Zeitschrift f. wiss. Zoologie. Bd. XXXVI. 1882. pag. 68.

während der aufsteigende Theil des Bogens und der Körper dieses Wirbels rechterseits in der Richtung von vorn nach hinten sehr stark verkürzt und mit Wirbel II durch Synostose verbunden sind, lässt vermuthen, dass auch hier bei Exemplar 3 ähnliche Verhältnisse vorlagen, und die rechte Hälfte des Bogens von Wirbel I nicht vollständig fehlte. Im Anschlusse an die Asymmetrie des verschmolzenen Wirbelkomplexes war die rechte Hälfte von Wirbel IV etwas stärker entwickelt als die linke, und Wirbel IV—VII theiligten sich an einer ganz leichten, nach rechts gerichteten skoliotischen Krümmung der Wirbelsäule.

Bufo var. Exemplar 4. Die Körper von Wirbel V und VI sind mit einander verschmolzen, die Bögen dagegen nicht.

Die verschmolzenen Wirbelkörper sind in der Richtung von vorn nach hinten ein wenig verkürzt. Rechts ist die Verkürzung der beiden Wirbel stärker als links, was eine leichte, nach links gerichtete skoliotische Krümmung der Wirbelsäule zur Folge hat, an welcher sich Wirbel III—VIII theiligen. Rechts ist eine Grenze zwischen den verschmolzenen Wirbelkörpern gar nicht zu bemerken, links dagegen ist die Grenze durch eine feine Knochenleiste angedeutet, die vom Foramen intervertebrale bis zur Medianebene zieht. Die von Wirbel V und VI jederseits abgehenden Querfortsätze haben eine normale Gestalt und Größe.

Ex. 4.	
R.	L.
5	5
12	12
λ 4	4 v
—	—
—	—
δ 4	5 δ
8	9
9	9
4	3

Bufo var. Exemplar 5. Die Körper von Wirbel VI und VII sind mit einander verschmolzen, die Bögen dagegen nicht.

Der aufsteigende Theil des Bogens und der Querfortsatz fehlen dem Wirbel VI linkerseits. Nerv VI und VII der linken Seite treten in Folge dessen aus einer einzigen großen Öffnung hervor, die nur dadurch einigermaßen eingeeengt wird, dass die Bögen von Wirbel V und VII links besonders breit entwickelt sind. Rechterseits verhalten sich die Bögen und Querfortsätze von Wirbel VI und VII normal. Von dem Foramen intervertebrale geht rechts eine kleine Knochenleiste aus, welche die Grenze der beiden Wirbelkörper andeutet. Links findet

Ex. 5.	
R.	L.
5	5
12	12
λ 5	5 z
—	—
—	—
γ 4	4 γ
8	8
9	9
2	2

sich eine entsprechende Leiste, welche dicht vor der Wurzel des Bogens von Wirbel VII beginnt. Keine der beiden Leisten erreicht die Medianebene. Die linke Hälfte des Körpers von Wirbel VII ist gegen die rechte ein wenig nach hinten verschoben. Wirbel VI—IX

betheiligen sich an einer leichten, nach links gerichteten skoliotischen Krümmung der Wirbelsäule.

Bufo var. Exemplar 6. Wirbel VI und VII sind verschmolzen

Ex. 6.		
R.	L.	
6	6	und in der Richtung von vorn nach hinten erheblich verkürzt. An den Wirbelkörpern ist keine Grenze sichtbar. Rechts sind die Bögen und Querfortsätze in ihrer ganzen Ausdehnung mit einander verschmolzen.
12	12	In dem aufsteigenden Theile der Bögen findet sich nur ein kleines Foramen intervertebrale zum Durchtritte des Nerven VII. Die beiden Querfortsätze bilden eine einheitliche, breite Platte, welche aber sowohl auf ihrer ventralen, als auch auf ihrer dorsalen Fläche eine kleine Rinne zeigt, die auf die ursprüngliche Zusammensetzung des Gebildes hindeutet. In dem horizontalen Theile der
z. 5	4 v	
—	—	
—	—	
6 4	4 7	
8	7	
9	9	
5	5	

Bögen ist rechterseits die Verschmelzung eine so vollständige, dass keine Spur einer Grenze zu entdecken ist. Im Gegensatze hierzu sind links nur die Gelenkfortsätze beider Wirbel mit einander verwachsen. Die übrigen Theile der Bögen und die Querfortsätze bleiben hier getrennt. Außer der soeben beschriebenen Wirbelverschmelzung zeigt die Wirbelsäule nichts Auffälliges.

Bufo var. Exemplar 7. Wirbel VI und VII sind mit einander

Ex. 7.		
R.	L.	
5	5	verschmolzen und in der Richtung von vorn nach hinten verkürzt. An den Wirbelkörpern ist keinerlei Andeutung einer Grenze zu bemerken. Die beiden Bögen streben jederseits als ganz einheitliche Masse in die Höhe. Rechts ist ein ganz feines Foramen intervertebrale zum Durchtritt des abnorm dünnen Nerven VII vorhanden. Links fehlen Foramen und Nerv. Die ein wenig verkürzten Querfortsätze und die horizontalen Theile der Bögen sind gleichfalls beiderseits in ihrer ganzen Ausdehnung mit einander verschmolzen, doch bleibt hier die Grenze beider Wirbel größtentheils als
v 4	4 z	
—	—	
—	—	
1	0	
z 4	4 z	
6	5	
9	9	
7	6	

Reliefzeichnung sichtbar. Nur in der Gegend der Gelenkfortsätze ist sie beiderseits verschwunden. Die übrigen Theile der Wirbelsäule zeigen nichts Auffälliges.

Bufo var. Exemplar 8 Taf. XII Fig. 4. Wirbel VIII und IX sind verschmolzen und in der Richtung von vorn nach hinten ein klein wenig verkürzt. An den Wirbelkörpern ist keinerlei Andeutung einer Grenze zu entdecken. Die aufsteigenden Theile der Bögen werden jederseits durch das große, für Nerv IX bestimmte Foramen inter-

vertebrale getrennt. Die horizontalen Theile der Bögen und die Querfortsätze beider Wirbel sind rechts mit einander in ganzer Ausdehnung verschmolzen. Das Darmbein artikulirt mit beiden Querfortsätzen. Der rechte Kreuzbeinflügel wird also bei diesem Objekte von den Querfortsätzen der Wirbel VIII und IX gebildet. Der laterale Knorpelrand ist ganz einheitlich, im knöchernen Theile gestattet eine feine, an der ventralen Fläche vom Foramen intervertebrale aus zur Seite ziehende Rinne die beiden Querfortsätze gegen einander abzugrenzen. Dem Querfortsatze von Wirbel VII gehört $\frac{1}{3}$ des Kreuzbeinflügels an. An der dorsalen Fläche ist eine Grenze der beiden Querfortsätze nicht zu bemerken. Eben so fehlt eine Grenze in der Gegend der Gelenkfortsätze. Im übrigen nach der Medianebene zu gelegenen horizontalen Theile der Bögen ist rechts eine Grenze als feine Reliefzeichnung sichtbar. Auf der linken Seite liegen die Verhältnisse ganz anders. Hier sind nur die Gelenkfortsätze mit einander verschmolzen, die übrigen Theile der Bögen sind frei. Die Querfortsätze sind vollständig von einander getrennt und haben ihre normale Form. Wirbel V—IX betheiligen sich an einer nach rechts gerichteten skoliotischen Krümmung der Wirbelsäule. Es wird hierdurch erreicht, dass die beiden Kreuzbeinflügel sich gegenüberstehen, obgleich der vordere Rand des Flügels links dem Querfortsatze von Wirbel IX, rechts dem Querfortsatze von Wirbel VIII angehört.

Ex. 8.	
R.	L.
5	5
12	12
4	4
—	—
—	—
5	5
9	9
9	9
2	2

Bufo var. Exemplar 9 (Taf. XII Fig. 5). Wirbel IX und Urostyl sind verschmolzen, doch lässt eine Knochenleiste die Grenze zwischen dem Körper von Wirbel IX und dem Urostyl noch in ihrer ganzen Ausdehnung erkennen. Der Bogen von Wirbel IX hat jederseits einen kurzen hinteren Gelenkfortsatz. Mit dem rechten Gelenkfortsatze und dem angrenzenden Theile des Hinterrandes des Kreuzbeinflügels verschmilzt ein starker, vom proximalen Ende des Urostyl ausgehender Fortsatz, der wohl als Gelenk- und Querfortsatz von Wirbel X aufgefasst werden kann. Links bleiben die Bögen von Wirbel IX und X getrennt. Wirbel X hat zwar auch auf dieser Seite Fortsätze, doch enden dieselben frei. Die beiden Kreuzbeinflügel stehen asymmetrisch, der linke hat seine normale Lage, der rechte ist nach hinten und außen gerichtet. Wirbel VI—IX und

Ex. 9.	
R.	L.
5	5
12	12
5	4
—	—
—	—
4	4
8	7
9	9
4	7

das Urostyl betheiligen sich an einer leichten, nach links gerichteten skoliotischen Krümmung der Wirbelsäule.

Über das Nervensystem dieses Exemplars ist zu bemerken: Nerv VIII der linken Seite hatte keine Verbindung mit dem Plexus, vom Anfangstheile des Nervus cruralis ging aber nicht wie sonst bei Form α ein feines Nervenfädchen über den Rand des Beckens hinaus. Statt dessen gab Nerv IX einen regulären Nervus ileohypogastricus ab. Hier in diesem einen Falle zeigten also Nerv IX und VIII genau das Verhalten, welches sonst Nerv VIII und VII zukommt.

Ex. 10.	
R.	L.
5	5
12	11
6	11 z
—	—
—	—
5	5 ♂
9	9
8	8
2	2

Bufo var. Exemplar 10 (Taf. XII Fig. 6 u. 7). Wirbel IX und Urostyl sind vollständig mit einander verschmolzen. Der horizontale Theil des Bogens von Wirbel IX geht direkt in den dorsalen Theil des Urostyl über. Eine Grenze ist nirgends sichtbar. Der Körper von Wirbel IX erscheint in dorso-ventraler Richtung stark komprimirt. Wirbel VIII und IX und das Urostyl zeigen eine ganz leichte, nach links gehende skoliotische Krümmung der Wirbelsäule. Der linke Querfortsatz von Wirbel III hat in der Mitte seines vorderen Randes einen kurzen, nach vorn und zugleich ein wenig nach oben gegen den Querfortsatz von Wirbel II gerichteten knöchernen Dorn¹.

Ex. 11.	
R.	L.
5	5
12	12
4	4 v
—	—
—	—
7	7 ♂
9	9
7	6
0	0

Bufo var. Exemplar 11. Wirbel IX und Urostyl sind vollständig mit einander verschmolzen. Der horizontale Theil des Bogens von Wirbel IX geht direkt in den dorsalen Theil des Urostyl über, genau wie bei Exemplar 10. Der Körper von Wirbel IX erscheint in dorso-ventraler Richtung stark komprimirt.

Ex. 12.	
R.	L.
5	5
12	12
4	4 v
—	—
—	—
6	6 ♂
9	9
7	7
1	1

Bufo var. Exemplar 12. Wirbel IX und Urostyl sind verschmolzen, doch lässt eine Knochenleiste rechterseits noch die Grenze zwischen Wirbel IX und Urostyl erkennen. Links ist eine Grenze nicht angedeutet. Der Körper von Wirbel IX erscheint nach hinten zu in dorso-ventraler Richtung komprimirt, links stärker als rechts. Bogen und Querfortsätze von Wirbel IX stehen

nirgends in Berührung mit dem Urostyl. Der linke Querfortsatz von Wirbel IX ist ein wenig kürzer als der rechte. Wirbel VIII und IX

¹ Der Dorn erscheint in der Zeichnung sehr unbedeutend, seine volle Größe gewahrt man erst bei der Betrachtung schräg von hinten her.

und das Urostyl zeigen eine leichte, nach links gehende skoliotische Verkrümmung der Wirbelsäule.

Bufo var. Exemplar 13¹ (Taf. XII Fig. S. Der linke Querfortsatz von Wirbel II ist nicht wie normal schaufelförmig verbreitert, sondern balkenförmig gestaltet. Sein laterales Ende steht in Kontakt mit einem sehr starken, vom vorderen Rande des Querfortsatzes von Wirbel III ausgehenden Dorne. Die beiden Skeletttheile wurden an der Berührungsstelle durch sehr straffes Bindegewebe zusammengehalten. Am Ende des Dornes sowohl als auch des Querfortsatzes von Wirbel II finden sich Facetten, welche darauf hindeuten, dass hier bei der Präparation knorpelige Apophysen verloren gegangen sind.

Ex. 13.	
R.	L.
4	5
7	8
12	12
—	—
—	—
—	—
ε 4	4 2
7	7
9	9
3	4

Als nach Untersuchung einiger juveniler Exemplare von Bufo var. jener Dorn mein Interesse in höherem Grade in Anspruch nahm, prüfte ich die Wirbelsäulen aller erwachsenen Exemplare speciell auf das Vorkommen eines Dornes am Querfortsatze von Wirbel III. Ein solcher fand sich nur noch bei zwei weiteren Exemplaren.

Ex. 14.	
R.	L.
6	6
12	11
λ 6	9
—	—
—	—
—	—
ε 4	4 2
9	7
9	9
2	4

Bufo var. Exemplar 14. Wirbel III zeigt beiderseits am Querfortsatze einen kurzen, knöchernen Dorn in genau der Lage, Form und Größe wie auf der linken Seite bei Exemplar 10.

Bufo var. Exemplar 15. Der linke Querfortsatz von Wirbel III hat in der Mitte seines vorderen Randes einen nach vorn und oben gerichteten knöchernen Dorn. Derselbe ist ein wenig länger und spitzer als bei Exemplar 10 und 14. Seine Basis greift auf die dorsale Fläche des Querfortsatzes über und geht hier in eine Knochenleiste aus, die, nach hinten und außen verlaufend, flacher wird und schließlich verschwindet, ohne den Hinterrand des Querfortsatzes zu erreichen.

Ex. 15.	
R.	L.
5	5
12	12
ν 4	4 ν
—	—
—	—
—	—
ε 5	6 2
9	9
7	7
1	1

Es ist nun bemerkenswerth, dass alle hier für Bufo var. beschriebenen Wirbelverwachsungen einzeln oder kombinirt bei anderen Vertretern der Ordnung als Norm vorkommen. WOLTERS-

¹ Die Nerven dieses und der beiden folgenden Exemplare 14 und 15 sind in die allgemeine Zusammenstellung mit aufgenommen.

TORFF¹, der die tertiären Palaeobatrachier sehr eingehend untersucht und beschrieben hat, fand bei allen den zahlreichen Arten dieses Genus Wirbel I und II verwachsen. Ferner verwachsen bei Palaeobatrachus (wahrscheinlich immer) die Körper von Wirbel IX—VII. Die besonders nach hinten zu beilförmig verbreiterten Kreuzbeinflügel bestehen aus den verschmolzenen Querfortsätzen dieser drei Wirbel. Der Anschluss des Querfortsatzes von Wirbel VII an den Kreuzbeinflügel ist übrigens nicht konstant; er findet bei einigen Arten erst im Alter statt, bei anderen gar nicht. Zwischen den verschmolzenen Querfortsätzen bleiben meist Foramina sacralia bestehen, die entweder halbmondförmig oder oval, oder auch nur spaltförmig sind. STANNIUS² macht die Angabe: »Bei Ceratophrys dorsata verschmelzen der erste und zweite Halswirbel. Bei Systoma und Pipa sinkt in Folge von Verschmelzung einerseits des Atlas mit dem nächstfolgenden Halswirbel und andererseits des Kreuzbeines mit dem Steißbeine die Zahl der Wirbel auf sieben. Letztere Verschmelzung kommt auch bei Xenopus (Dactyletra) vor.« FÜRBRINGER³ hat diesen Angaben von STANNIUS zum Theil widersprochen: »Übrigens fand ich, die Wirbelzahlen der Anuren betreffend, mehrfache Abweichungen von den Angaben von STANNIUS, der wahrscheinlich seine Untersuchungen zum Theil an trockenen Skeletten gemacht hat. Es ergab sich, das als ein Wirbel gerechnete Os coccygeum mit eingeschlossen, eine Wirbelzahl von acht bei Pipa und Breviceps⁴, eine Wirbelzahl von neun bei Dactyletra Mülleri und Phyllomedusa, eine Wirbelzahl von zehn bei Tomopterna, Ceratophrys, Rana, Engystoma, Bufo, Bombinator, Trachycephalus, Kalohyla. Nur bei Dactyletra waren der zweite, dritte und vierte Wirbel mit einander verwachsen, bei allen übrigen waren sämtliche Wirbel einzeln beweglich.« v. IHERING⁵ giebt für Xenopus an Wirbel I und II seien verwachsen, ihm selbst dagegen lag ein Exemplar von Xenopus bojei vor, bei welchem Wirbel I, II und III so mit einander verwachsen waren, dass man sich nur durch die Berücksichtigung der großen Seitenfortsätze und der Nervenaustritte über das Verhalten orientiren konnte.

¹ W. WOLTERSTORFF, Über fossile Frösche. insbesondere das Genus Palaeobatrachus. Jahresbericht und Abhandlungen des Naturwissenschaftlichen Vereins in Magdeburg 1885. pag. 1—94 und 1886. pag. 1—96.

² l. l. pag. 130 Anm. 1.

³ M. FÜRBRINGER, zur vergleichenden Anatomie der Schultermuskeln. II. Jenaische Zeitschrift. Bd. VIII. 1874. pag. 180 Anm.

⁴ Breviceps Merr. ist identisch mit Systoma Wagl.

⁵ v. IHERING, Das periph. Nervensystem etc. pag. 64 und pag. 76.

HOFFMANN¹ macht die Angabe, bei *Pipa*, *Dactyletra* und *Pelobates* seien Wirbel IX und X, bei den beiden erstgenannten außerdem auch Wirbel I und II verwachsen. Auf Taf. X Fig. 13 bringt er eine Originalzeichnung der Wirbelsäule von *Pipa americana* in dorsaler Ansicht, zu der ein specieller Text leider fehlt. Wirbel I, II und III sind verwachsen, und es scheint, als ob der ganze hintere Rand der Kreuzbeinflügel jederseits von einem Querfortsatze von Wirbel X gebildet werde. Ähnliche Befunde, die ich bei *Pelobates fuscus* hatte, lassen mir diese Auffassung der Zeichnung möglich erscheinen.

Die ausgedehntesten und mit Verknöcherungen der Rückenhaut im Zusammenhange stehenden Wirbelverschmelzungen besitzt der Schildfrosch, *Brachycephalus ephippium*. STANNIUS² beschreibt Hautskelet und Wirbelsäule dieses Thieres folgendermaßen: »Ein unpaares Rückenschild ist mit den Dornen von fünf Wirbeln eng verwachsen. Seine Querdimension ist beträchtlicher als seine Länge, jene entspricht der ganzen Breite der oberen Körperhälfte. Mit der Mitte des Vorderrandes dieses Schildes ist ein sehr kleines medianes, über dem dritten Wirbel gelegenes, eng verbunden; mit dem Vorderrande des letzteren ein drittes wenig breiteres, das die verschmolzenen zwei vordersten Wirbel bedeckt... Das Verhalten des großen Schildes zu den Querfortsätzen einiger Wirbel ist so, dass dessen Enden seine untere Fläche berühren. So am vierten und fünften Wirbel. Zwischen Querfortsätzen und Rückenschildern liegen die Rückenmuskeln. Die einzelnen Wirbel sind übrigens innig mit einander verbunden, fast untrennbar verwachsen. Kreuzbein und Schwanzbein sind unbelegt vom Rückenschild.« Aus dieser Beschreibung geht nicht mit Sicherheit hervor, ob das erste Rückenschild mit Wirbel I und II verwachsen war, und ob Wirbel III gegen die verschmolzenen Wirbel I und II einerseits und IV—VIII andererseits beweglich ist. GEGENBAUR³ giebt an, bei *Brachycephalus* sei die erste Knochentafel vereinigt mit Wirbel I und II, die zweite mit Wirbel III, die dritte, große mit Wirbel IV—VIII. HOFFMANN⁴ sagt von *Brachycephalus*, »am Rücken ein knöchernes Schild, gebildet

¹ BRONN's Klassen und Ordnungen der Amphibien. Leipzig und Heidelberg 1873—1878. pag. 56.

² H. STANNIUS, Zootomie der Amphibien. Berlin 1856. pag. 17 Anm. 5.

³ C. GEGENBAUR, Grundzüge der vergleichenden Anatomie. Zweite Aufl. Leipzig 1870. pag. 594.

⁴ I. I. pag. 636.

durch die verbreiteten Processus von sechs Rückenwirbeln.« Die Abbildung, die GUÉRIN¹ giebt, war mir nicht zugänglich. WAGLER², der das Hautskelet von *Brachycephalus* zuerst erwähnt, fand unmittelbar unter dem schwarzen Rückenflecken eine flache längs der Mitte getheilte?) Knochentafel, von der Länge und Breite dieses Fleckens. Das einzige ihm vorliegende Exemplar war sehr klein; eine weitere Untersuchung des Knochenbaues war nicht möglich.

Dass ich im Gegensatze zu FÜRBRINGER die Auffassung von STANNIUS theile, es seien bei *Pipa* Wirbel I und II verschmolzen, habe ich schon Eingangs (pag. 315 Anm. 2) erwähnt. Für *Systema Breviceps*) beruhen die verschiedenen Angaben von STANNIUS und FÜRBRINGER wahrscheinlich auf eben derselben Abweichung der Auffassungen bei gleichem, objektivem Befunde. Von *Ceratophrys* haben aber beiden Autoren verschieden gestaltete Objekte vorgelegen. STANNIUS fand Wirbel I und II verschmolzen, FÜRBRINGER dagegen fand diese Wirbel bei beiden von ihm untersuchten Exemplaren von *Ceratophrys cornuta* einzeln beweglich. Demnach ist hier die Verschmelzung nicht konstant. An der Wirbelsäule eines dem hiesigen vergleichend-anatomischen Institute gehörigen weiblichen Exemplars von *Ceratophrys dorsata* sind Wirbel I und II verschmolzen. doch ist die Grenze an den Körpern noch als erhabener Knochenwulst, an den Dornfortsätzen jederseits als tiefe Rinne sichtbar. In der Gegend der Gelenkfortsätze ist die Grenze zwischen beiden Wirbeln größtentheils verwischt. In der Richtung von vorn nach hinten sind die beiden Wirbel nicht verkürzt. Dieses Objekt entspricht demnach den Angaben von STANNIUS vollkommen.

Die hier angeführten Verschmelzungen von Wirbeln lassen sich in vier Gruppen theilen: 1) Verschmelzungen von Wirbeln am proximalen Ende der Wirbelsäule, meist auf Wirbel I und II beschränkt (*Pipa*, *Dactyletra*, *Systema*, *Ceratophrys*, *Brachycephalus*, *Palaeobatrachus*). 2) Ausgedehnte Verschmelzungen von Wirbeln im mittleren Theile der Wirbelsäule (*Brachycephalus*). 3) Verschmelzung von Wirbel IX—VII zu gemeinsamer Sacumbildung (*Palaeobatrachus*). 4) Verschmelzung von Wirbel IX mit dem Urostyl (*Pipa*, *Dactyletra*, *Systema*, *Phyllomedusa*, *Pelobates*). Man sieht, die meisten mit Wirbelverschmelzungen behafteten Anuren haben solche an zwei Punkten der Wirbelsäule. Trotzdem möchte ich die vier

¹ GUÉRIN, Magazin zool. class. 3. 1835. pl. 7. 8.

² JOH. WAGLER, Natürliches System der Amphibien. 1830. pag. 207.

Gruppen der Verschmelzungen einer getrennten Betrachtung unterziehen.

Bei *Pipa*, die eine konstante und so sehr innige Verschmelzung von Wirbel I und II besitzt, der sich bisweilen auch Wirbel III (HOFFMANN) anschließt, ist der Plexus brachialis exquisit primitiv. Nerv III und IV¹ sind gleich dick, während bei den Anuren in der Regel Nerv IV sehr viel dünner ist als Nerv III. Bei *Daetylettra* (*Xenopus*) ist die Verwachsung von Wirbel I und II nicht absolut konstant, dafür aber ist die Verwachsung dreier Wirbel (Wirbel I—III v. IHERING, Wirbel II—IV FÜRBRINGER), wie es scheint, nicht ganz selten. Über das Nervensystem von *Xenopus* bojei macht v. IHERING die Angabe, es lägen hier dieselben Verhältnisse vor wie bei *Pipa*. FÜRBRINGER sagt, der Unterschied der Dicke von N. spinalis III und IV sei bei den Anuren in der Regel sehr bedeutend, bei *Daetylettra* hingegen unbedeutend. Also auch hier ist der Plexus brachialis sehr primitiv. Die Dicke der Nerven III und IV bot an dem einen Exemplare von *Breviceps gibbosus* (*Systema*), das FÜRBRINGER untersuchte, dem Autor keine Veranlassung zu einer besonderen Bemerkung im Texte. Nerv IV war demnach hier wie bei den meisten Anuren dünner als Nerv III. Ein abschließendes Urtheil über den Plexus brachialis von *Breviceps* wird man sich nach diesem einmaligen, zudem nicht genau beschriebenen Befunde nicht erlauben dürfen. Über das Nervensystem von *Brachycephalus* habe ich in der Litteratur gar keine Angabe gefunden. Die Untersuchung dieses Thieres wäre von besonderem Interesse, doch sind bisher alle meine Bemühungen vergeblich gewesen, auch nur ein Exemplar von *Brachycephalus* zu erlangen.

Das Verhalten des Nervensystems von *Pipa* und *Daetylettra* würde dafür sprechen, dass Verschmelzungen von Wirbeln im proximalen Theile der Wirbelsäule für die Anuren einen primitiven Zustand darstellen. Es ist nun auffallend, dass sich Verschmelzungen von Wirbel I und II bei allen von mir untersuchten Anurenarten fanden, und zwar zeigten diese Verschmelzungen besonders bei *Rana temporaria* und *Pelobates fuscus* eine ausgesprochene Zusammengehörigkeit mit den primitiveren Zuständen des Nervensystems.

¹ FÜRBRINGER zählt die drei ersten Spinalnerven von *Pipa* nicht wie die aller übrigen Anuren als Nerv II, III und IV, sondern als Nerv I, II und III. v. IHERING hat dem gegenüber die specielle Homologie der drei ersten Spinalnerven von *Pipa* und *Rana* nachgewiesen. Siehe: H. v. IHERING, Über die Wirbelsäule von *Pipa*. Morphol. Jahrbuch. Bd. VI. 1881. pag. 297 ff.

Speciell bei *Pelobates fuscus*, der sich auch im Allgemeinen durch ein primitives Nervensystem auszeichnet, ist die Verschmelzung von Wirbel I und II außerordentlich häufig. Eine Verschmelzung von Wirbel I—IV fand ich einmal bei *Rana temporaria*, und zwar in Kombination mit ganz ungewöhnlich primitivem Verhalten aller Spinalnerven und des Sacrum.

Alle diese Beobachtungen scheinen darauf hinzuweisen, dass im proximalen Theile der Wirbelsäule Verschmelzungen ehemals bei den Anuren allgemeiner vorkamen, dass dieselben aber bei den meisten Arten wieder gelöst wurden. Nur bei wenigen Arten, die zum Theil auch sonst ein primitiveres Verhalten zeigen, besteht die Verschmelzung von Wirbel I und II noch als Norm fort.

Die Wirbelverschmelzungen bei den Exemplaren 1—3 von *Bufo* var. wären demnach als atavistische Bildungen aufzufassen. Das Verhalten des Nervensystems¹ dieser Exemplare spricht weder für noch gegen Atavismus. Ein Aufschluss von Seiten des Nervensystems ist auch bei so wenigen Fällen nicht unbedingt zu erwarten. Da bei den Exemplaren von *Bufo* var. mit normalen Wirbelsäulen die weitgehendsten Variationen der Spinalnerven anzutreffen sind, so wird man bei Exemplaren mit einer bestimmten Variation der Wirbelsäule natürlich nicht hoffen dürfen, je nach der Natur dieser Variation, ausschließlich auf sehr primitive oder sehr fortgeschrittene Zustände des Nervensystems zu stoßen. Auch hier werden Variationen der Spinalnerven vorkommen müssen, und man darf nur verlangen, dass bei einer größeren Anzahl von Exemplaren mit einer bestimmten Variation der Wirbelsäule die Spinalnerven sich im Durchschnitt primitiver oder fortgeschrittener verhalten als in der Norm. Bei Exemplar 3 könnte übrigens der Defekt an den Bögen als

¹ Zur Beurtheilung ob im konkreten Falle ein relativ primitives oder fortgeschrittenes Nervensystem vorliegt, empfiehlt es sich hauptsächlich auf die Dicke des Nerven IV, auf das Dickenverhältnis der Nerven IX und X, und auf extreme Dicken von Nerv XI zu achten. Aus Tabelle A lässt sich entnehmen, dass Nerv IV die Dicke 4 hat im Durchschnitt zweimal unter drei Fällen, Dicke 5 dagegen einmal unter fünf Fällen, und irgend eine der höheren Dicken nur einmal unter sieben Fällen, speciell Dicke 12 nur einmal unter 50 Fällen. Nerv XI fehlt im Durchschnitt einmal unter 22 Fällen, und hat eine der höheren Dicken (d. 4—7) einmal unter sieben Fällen. Aus Tabelle B 7 lässt sich berechnen, dass in den 400 dort zusammengestellten Fällen Nerv X dicker war als Nerv IX 161mal (40,3%), gleich dick 102mal (25,5%) und dünner 137mal (34,3%). Demnach kommt im Durchschnitt das erste Verhältniss zweimal unter fünf Fällen, das zweite einmal unter vier Fällen, das dritte einmal unter drei Fällen vor.

direkte Veranlassung zur Wirbelverschmelzung betrachtet werden. Damit wäre die atavistische Natur der Verschmelzung in diesem Falle in Frage gestellt. Mir scheint aber, dass hier, wie vielleicht auch bei Exemplar 5, der Defekt sich als Komplikation des Atavismus auffassen lässt. Derartige Komplikationen kommen bei Atavismus vor, wie aus dem Fehlen des rechten Querfortsatzes von Wirbel II bei Exemplar 2 und dem Verhalten des weiter unten angeführten juvenilen Exemplares 18 zu ersehen ist.

Für die Verschmelzung von Wirbel I und II, welche die häufigste ist, könnten drei Veranlassungen vorliegen. 1) Es könnte das Bestreben bestehen, die so geringe Zahl der beweglichen Glieder der Wirbelsäule noch weiter herabzusetzen. 2) Es ist nicht unmöglich, dass Wirbel I und II ehemals, wie noch heute bei *Brachycephalus* durch einen Hautknochen zusammengehalten wurden; das Hautskelet wurde aufgegeben, die Verschmelzung der Wirbel I und II blieb bei einigen Arten der Anuren bis heute als Norm bestehen, bei anderen Arten tritt sie nur noch atavistisch auf. 3) Die Verschmelzung umfasste ursprünglich die Wirbel I, II und III: auf Wesen und Zweck dieser ausgedehnten Verschmelzung will ich erst bei Besprechung der Befunde an juvenilen Exemplaren eingehen.

Gruppe 2. Wirbelverschmelzungen im mittleren Theile der Wirbelsäule kommen nur bei *Brachycephalus* als Norm vor. Die Verschmelzung ist hier dadurch bedingt, dass die Dornfortsätze der Wirbel IV—VIII durch einen großen Hautknochen zusammengehalten werden. GEGENBAUR¹ und auch WIEDERSHEIM² stellen das Vorhandensein eines Hautskelettes bei Anuren gegenüber dem Fehlen eines solchen als den primitiveren Zustand hin. Demnach wären auch die durch das Hautskelet bedingten Verwachsungen von Wirbeln als ein relativ primitiver Zustand zu bezeichnen.

Dem Orte ihres Auftretens nach gehören die Wirbelverschmelzungen bei *Bufo variabilis* Exemplar 4—7 in diese Gruppe. Auffallend ist das durchgängig primitive Verhalten der distalen Nerven. Nerv X war dicker als Nerv IX 7 mal, gleich dick 1 mal, dünner keinmal, und Nerv XI hatte 5 mal unter acht Fällen eine der höheren Dicken (d. 4—7). Hierzu kommt, dass bei *Bufo cinereus* die Verschmelzung mittlerer Wirbel (besonders IV—VI) relativ häufig ist.

¹ C. GEGENBAUR, Grundriss der vergleichenden Anatomie. Leipzig 1874. pag. 429.

² R. WIEDERSHEIM, Grundriss der vergleichenden Anatomie der Wirbelthiere. Jena 1888. pag. 32.

und fast ausschließlich mit primitiven Zuständen des Plexus sacralis kombinirt vorkommt. Das Verhalten der Nerven würde für eine atavistische Natur dieser Verschmelzungen sprechen, und es ist gewiss nicht undenkbar, dass *Bufo* var. und ein. einst gleich *Brachycephalus* ein großes Rückenschild besaßen.

Gruppe 3 der Wirbelverschmelzungen kommt nur beim Genus *Palaeobatrachus* als Norm vor. Schon dadurch, dass der Querfortsatz von Wirbel VII bei einigen Arten erst im Alter an der Bildung des Kreuzbeinflügels Theil nimmt, charakterisirt sich die Gruppe als proximal fortschreitende Sacrumbildung. Es muss gewiss auffallend erscheinen, dass diese so hohe Entwicklung der Wirbelsäule dem tertiären *Palaeobatrachus* schon eigen war und doch von keinem recenten Vertreter der Anuren erreicht worden ist; und ferner dass dieselbe mit der primitiven Verschmelzung von Wirbel I und II kombinirt vorkam. Letzteres Zusammentreffen könnte sogar als ein Gegenbeweis gegen meine Annahme von der primitiven Natur jener Verschmelzung angeführt werden. Dem gegenüber ist zu berücksichtigen, dass jene Ausnahmefälle nicht allzu selten sind, in denen an demselben Geschöpfe sehr primitive und sehr fortgeschrittene Zustände neben einander vorkommen¹. Bei solchen sich widersprechenden Befunden wird die Menge und das Gewicht der Argumente, die sich für oder wider eine Auffassung anführen lassen, bei der Beurtheilung entscheidend sein.

Bei *Bufo* var. zeigte nur Exemplar 8 einen hierher gehörigen Fall von Wirbelverschmelzung. Das Verhalten des Nervensystems gab keinen Anhalt für die Beurtheilung.

Gruppe 4. Verschmelzung von Wirbel IX und Urostyl kommt bei einer Reihe von Anurenarten als Norm vor. Unter diesen sind *Pipa*, *Dactyletra* und *Pelobates* sicher als relativ primitive Formen zu bezeichnen, ob aber darauf hin angenommen werden könne, die

¹ Das Nervensystem von *Bufo* var. Exemplar 9 und 10 illustriert dieses Vorkommen in ausgezeichneter Weise. Bei Exemplar 9 ist der Plexus sacralis, besonders links, sehr primitiv, der Plexus brachialis ist dagegen fortgeschritten. Bei Exemplar 10 ist umgekehrt, und besonders wieder auf der linken Seite, der Plexus brachialis sehr primitiv und der Plexus sacralis fortgeschritten. Lügen diese beiden Beobachtungen allein vor, so wäre man versucht anzunehmen, die Plexus wanderten in verschiedener Richtung. Es erhellt daraus wie nothwendig es ist, eine größere Anzahl von Individuen zu untersuchen, um nicht durch gelegentliche Kombinationen sehr primitiver und sehr fortgeschrittener Zustände über den allgemeinen Gang der Umbildungen getäuscht zu werden.

Verschmelzung von Wirbel IX und Urostyl sei früher bei den Anuren allgemein gewesen, scheint mir sehr fraglich.

Die Verhältnisse liegen hier sehr complicirt. Es ist anzunehmen, dass das Darmbein der Anuren früher an einen weiter distal gelegenen Wirbel angelenkt war, und thatsächlich artikulirt es bei *Pelobates fuscus* nach meinen Befunden durchaus nicht selten am Querfortsatze von Wirbel X. Demnach könnte einmal die Verschmelzung von Wirbel IX und Urostyl vorkommen, bloß um dem Querfortsatze vom Wirbel X die Möglichkeit zu bieten, sich dem Kreuzbeinflügel, den er früher allein bildete, wenigstens anzuschließen. Das ist Atavismus. Die Verschmelzung von Wirbel IX mit dem ganzen Urostyl braucht dabei nicht wesentlich zu sein.

Hierher wäre die Verschmelzung bei dem mit so primitiven distalen Nerven versehenen Exemplare 9 von *Bufo* var. zu rechnen.

Ein anderes Mal kann die Verschmelzung von Wirbel IX und Urostyl das Wesentliche sein, wobei die Querfortsätze von Wirbel X keine Rolle spielen.

Hierher sind die Verschmelzungen bei *Bufo* var. Exemplar 10, 11 und 12 zu rechnen. Die distalen Nerven zeigten bei diesen drei Exemplaren durchgängig ein fortgeschrittenes, zum Theil sogar ein sehr fortgeschrittenes Verhalten. Hiernach zu urtheilen, wäre die Verschmelzung von Wirbel IX und Urostyl für *Bufo* var. eine ganz neue Erwerbung.

Ein Dorn am Querfortsatze von Wirbel III ist bei erwachsenen Exemplaren von *Bufo* var. sehr selten: ich fand ihn bei 212 Exemplaren nur 7mal. Nerv IV hatte in diesen Fällen die Dicke 12, 11, 9, 6, 4, 4, 4. Danach ist das Vorkommen eines Dornes eine atavistische Erscheinung. Über den ursprünglichen Zweck des Dornes gab die Untersuchung juveniler Exemplare Aufschluss.

Larven von *Bufo* var. konnte ich mir leider nicht verschaffen. dagegen sammelte ich eine größere Anzahl (165 Exemplare) jugendlicher Thiere, welche die Metamorphose vor ganz kurzer Zeit überstanden hatten. Nach Ausräumung der Leibeshöhle lässt sich die Reihe der Wirbelkörper von der Ventralseite her übersehen. Während gewöhnlich alle Wirbelkörper vollständig gegen einander abgegrenzt erscheinen, waren bei vier Exemplaren Wirbel I und II ungenügend abgegrenzt, bei einem Exemplare Wirbel I, II und III, bei vier Exemplaren Wirbel II und III, bei je einem Exemplare Wirbel IV und V und Wirbel V und VI, und bei fünf Exemplaren Wirbel IX und das Urostyl.

Bei den neun Exemplaren mit ungenügender Abgrenzung proximaler Wirbel hatte Nerv IV je einmal die Dicken 12, 11, 10 und 8, 4mal die Dicke 6 und 10mal eine der geringeren Dicken (d. 5 und 4). Das spricht dafür, dass hier ein atavistisches Verhalten vorliegt. Vier von diesen Exemplaren härtete ich zum Zwecke mikroskopischer Untersuchung in Pikrinsäure.

Bei beiden Exemplaren mit unvollständiger Abgrenzung von Wirbelkörpern im mittleren Theile der Wirbelsäule (Wirbel IV und V, Wirbel V und VI) zeigten die distalen Nerven ein sehr primitives Verhalten. Bei dem ersten Exemplare lief beiderseits der dünne Nerv VIII über die ventrale Fläche des Darmbeines hinweg, und verband sich mit dem Anfangstheile des N. cruralis durch ein ganz dünnes Nervenfädchen. Nerv X war dicker als Nerv IX. Bei dem zweiten Exemplare war Nerv X beiderseits sehr viel dicker als Nerv IX, und Nerv XI eben so dick wie Nerv IX. Dieses Exemplar härtete ich in Pikrinsäure.

Bei allen fünf Exemplaren mit unvollständiger Abgrenzung von Wirbel IX und Urostyl zeigten die distalen Nerven ein sehr fortgeschrittenes Verhalten. Nerv X war allemal erheblich dünner als Nerv IX. Zwei von diesen Exemplaren und eines mit vollständiger Abgrenzung aller Wirbelkörper härtete ich in Pikrinsäure. Alle übrigen Exemplare hob ich zum Zwecke makroskopischer Untersuchung in 45%igem Alkohol auf. Leider erwiesen sich die Thiere nachher als zu klein zu einer genaueren makroskopischen Untersuchung, so dass ich mich im Folgenden hauptsächlich nur auf die Befunde an jenen acht mit Pikrinsäure behandelten Exemplaren beziehen kann. Ich färbte dieselben in toto mit Karmin, bettete sie in Celloidin ein, und zerlegte sie in kontinuierliche Serien von Frontalschnitten.

Die Chorda zieht bei diesen juvenilen Exemplaren noch kontinuierlich durch alle Wirbelkörper, wird aber durch die Intervertebrälwülste eingeschnürt. Diese Einschnürung ist im proximalen Theile der Wirbelsäule eine sehr hochgradige, die Chorda wird hier vollständig komprimirt. Im distalen Theile der Wirbelsäule dagegen wird die Chorda durch die Intervertebrälwülste nur bis auf etwa $\frac{1}{5}$ ihres Durchmessers eingeeengt. In allen Intervertebrälwülsten, auch in dem zwischen Wirbel IX und Urostyl ist der Gelenkspalt deutlich angelegt. An den Querfortsätzen wird der mediane Theil von einem Markraume erfüllt, der laterale Theil besteht aus hyalinem Knorpel. Dabei werden die Querfortsätze bis zu ihrer auch beim erwachsenen Thiere knorpelig bleibenden Apophyse hin von einer Knochenhülle

eingescheidet. Die Apophyse ist gegen den übrigen Querfortsatz durch eine Zone dichtgedrängter mit ihrer Längsachse senkrecht zur Längsachse des Querfortsatzes gestellter Knorpelzellen abgegrenzt.

Der Querfortsatz von Wirbel III bedarf einer besonderen Beschreibung. Abweichend von dem Verhalten bei erwachsenen Thieren läuft dieser Querfortsatz zunächst nach vorn und außen, so dass seine Richtung in diesem medialen Theile von der Richtung des Querfortsatzes von Wirbel II nur wenig abweicht. Der laterale Theil des Querfortsatzes ist nach hinten und außen gerichtet. Auf den frontalen Schnitten erscheint der hintere Rand des Querfortsatzes leicht bogenförmig ausgeschweift. Die medialen $\frac{4}{5}$ dieses Randes werden von der knöchernen Scheide des Querfortsatzes eingenommen, das laterale Fünftel gehört der Apophyse an. An der Grenze beider Abschnitte zeigt der hintere Rand eine stärkere Einbiegung. Der vordere Rand des Querfortsatzes lässt zwei annähernd gleichlange Strecken verschiedener Verlaufsrichtung unterscheiden. In der medialen Hälfte zieht der Rand leicht bogenförmig ausgeschweift nach vorn und außen, in der lateralen Hälfte dagegen nahezu gradlinig nach hinten und außen. Der Wechsel der Verlaufsrichtung findet in einer scharfen, dem hinteren Ende der Apophyse des Querfortsatzes von Wirbel II gegenüberliegenden Ecke statt. Die knöcherne Scheide reicht am Vorderrande nie so weit zur Seite als am Hinterrande. Bei einigen Exemplaren reicht sie bis an die Ecke, bei anderen, die nach der Ausdehnung des Markraumes im Querfortsatze zu urtheilen weiter entwickelt sind, geht die Knochenscheide über die Ecke hinweg. Damit ist erwiesen, dass diese Ecke dem Dorne der erwachsenen Exemplare entspricht. Dem Querfortsatze von Wirbel III kommt bei juvenilen Exemplaren von *Bufo var.* ganz allgemein ein Dorn zu. Die durch eine Zone dicht gedrängter Knorpelzellen angedeutete Grenze der Apophyse ist in den dorsal gelegenen Schnitten sehr deutlich, sie läuft von der beschriebenen Stelle des Hinterrandes schräg zum vorderen Rande hinüber. Je weiter man ventralwärts gelangt, um so weiter zieht sich die Grenzzone, besonders bei den weniger weit entwickelten Exemplaren medianwärts und nach der Spitze des Dornes zu: sie wird aber undeutlich. Das Supraclaviculare ist von der Apophyse des Querfortsatzes von Wirbel III immer nur durch eine ganz dünne Lage junger spindelförmiger Bindegewebszellen getrennt.

Bufo var. juveniles Exemplar 16 (Taf. XII Fig. 9 und 10). Makroskopisch war eine ungenügende Abgrenzung von Wirbel II und III sichtbar. Mikroskopischer Befund: Der Intervertebralwulst zwischen

Wirbel II und III ist rechts schwächer entwickelt als links, die Anlage des Gelenkspaltes ist hier und im linken Intervertebralwulst zwischen Wirbel I und II nur rudimentär. Der rechte Querfortsatz von Wirbel III trägt einen starken Dorn. Die Basis des Dornes gehört dem Querfortsatze selbst an, sie wird an ihrer medialen Seite von einer Knochenlamelle eingescheldet. Durch eine schräge Zone dicht gedrängter Knorpelzellen wird eine aus hyalinem Knorpel bestehende Apophyse abgegrenzt. Das vordere Ende dieser Apophyse verbindet sich mit dem hinteren Ende der Apophyse des Querfortsatzes von Wirbel II. Ob hier bloß ein Kontakt beider Apophysen, oder eine Verschmelzung derselben vorliegt, ist nicht mit Sicherheit zu entscheiden. An seiner lateralen Seite hat der Dorn keine Knochenscheide, hier geht die Apophyse des Dornes in die normale Apophyse des Querfortsatzes von Wirbel III über.

Bufo var. juveniles Exemplar 17. Makroskopisch war eine ungenügende Abgrenzung von Wirbel I und II sichtbar. Mikroskopischer Befund: Der Intervertebralwulst zwischen Wirbel I und II ist rechts sehr schwach entwickelt. Die Anlage des Gelenkspaltes ist beiderseits sehr gering entwickelt, rechts noch geringer als links. Der Intervertebralwulst zwischen Wirbel II und III ist zwar beiderseits gut entwickelt, die Anlage des Gelenkspaltes dagegen abnorm gering. Beide Querfortsätze von Wirbel III tragen einen starken Dorn. Im Gegensatze zu dem Verhalten bei Exemplar 16 sind beide Dorne auch an ihrer lateralen Seite von einer Knochenscheide umgeben. Die Apophyse des Dornes ist von der normalen Apophyse des Querfortsatzes vollständig getrennt. Sie bildet das vordere Drittel des Dornes und ihre Grenzzone steht senkrecht zur Längsachse des Dornes.

Der bei den folgenden Exemplaren 18 und 19 vorhandene große Dorn zeigte die gleiche Anordnung der Knochenhülle und die gleiche Lage der Apophysengrenze. Da bei den Exemplaren 17, 18 und 19 die Knochenbildung weiter fortgeschritten war und auch der Markraum sich weiter in den Querfortsatz hineinerstreckte als bei Exemplar 16, so ist dieses letztere Exemplar als das jüngere zu betrachten und die hier vorhandenen Verhältnisse sind als die ursprünglicheren anzusehen. Demnach geht die Apophyse des Dornes aus dem vorderen Ende der normalen Apophyse hervor; erst sekundär tritt eine Trennung beider Apophysen ein. Die Apophyse des Dornes ist also ein Theil des Rippenrudimentes.

Bei Exemplar 17 verschmilzt die Apophyse des rechten Dornes mit dem hinteren Ende der Apophyse des Querfortsatzes von Wirbel II.

Die ursprüngliche Grenze beider Apophysen ist noch an der Anordnung der Knorpelzellen zu erkennen. Der linke Dorn ist noch länger als der rechte. Die Spitze seiner Apophyse liegt lateral von der Apophyse des Querfortsatzes von Wirbel II. Dieser Querfortsatz ist rudimentär entwickelt, in so fern als er sich nicht wie normal nach außen zu verbreitert, sondern überall gleich schlank ist. Seine Apophyse ist von der Apophyse des Dornes durch eine dünne Lage junger spindelförmiger Bindegewebszellen getrennt.

Bufo var. juveniles Exemplar 18. Makroskopisch war eine ungenügende Abgrenzung von Wirbel I und II sichtbar. Mikroskopischer Befund: Die Körper von Wirbel I und II sind in der Richtung von vorn nach hinten stark verkürzt. Besonders stark ist die Verkürzung der rechten Hälfte des Körpers von Wirbel I. Der rechte Condylus occipitalis ist stärker entwickelt und reicht weiter nach hinten als der linke. Der Intervertebralwulst zwischen Wirbel I und II ist rechts rudimentär, die Anlage des Gelenkspaltes fehlt hier vollkommen. Links sind Intervertebralwulst und Anlage des Gelenkspaltes schwach entwickelt. Die Intervertebralwülste zwischen Wirbel II und III komprimiren zwar die Chorda vollständig, doch ist die Anlage des Gelenkspaltes beiderseits nur rudimentär. Dem Bogen von Wirbel I fehlt die rechte Hälfte des horizontalen Theiles, die linke Hälfte ist mit dem Bogen von Wirbel II verschmolzen, doch deutet die Anordnung der Knorpelzellen noch auf die ursprüngliche Grenze hin. Auf dieser Seite sind auch die Gelenkfortsätze der Bögen von Wirbel I und II mit einander verschmolzen. Die äußere Knochenlamelle geht kontinuierlich von einem Wirbel auf den anderen über. Rechts fehlt der Nerv II. Der aufsteigende Theil des Bogens von Wirbel I ist auf dieser Seite sehr schmal und in seiner ganzen Ausdehnung mit dem Bogen von Wirbel II durch Synostose verbunden. Der rechte Querfortsatz von Wirbel II trägt einen starken Dorn, der sich in jeder Beziehung so verhält wie der rechte Dorn von Exemplar 17.

Bufo var. juveniles Exemplar 19. Makroskopisch war eine ungenügende Abgrenzung der Wirbel I, II und III sichtbar. Mikroskopischer Befund: Der Intervertebralwulst und die Anlage des Gelenkspaltes zwischen Wirbel I und II sind links rudimentär. Der Intervertebralwulst und die Anlage des Gelenkspaltes zwischen Wirbel II und III sind rechts nur schwach entwickelt. Der linke Querfortsatz von Wirbel III trägt einen starken Dorn, der sich im Übrigen genau so verhält wie der rechte Dorn der beiden vorigen Exemplare.

nur dass zwischen den verschmolzenen Apophysen des Dornes und des Querfortsatzes von Wirbel II eine Grenze in keinerlei Weise angedeutet ist.

Das Gemeinsame an diesen vier juvenilen Exemplaren ist die mangelhafte Abgrenzung der Wirbel I, II und III und die allerdings immer bloß einseitig vorhandene Verbindung der Querfortsätze von Wirbel II und III. Eine zufällige Übereinstimmung ist wohl ausgeschlossen. Denkt man sich die hier vorhandene Anlage symmetrisch gestaltet und voll entwickelt, so müssen die Körper der Wirbel I bis III und auch ihre Bögen, so weit sie nicht durch die austretenden Spinalnerven getrennt sind, mit einander verschmelzen¹; Wirbel III muss jederseits einen starken Dorn tragen, dessen Apophyse sich mit der Apophyse des Querfortsatzes von Wirbel II verbindet.

Ich habe Eingangs darauf hingewiesen, dass Wirbel III dem Schultergürtel gegenüber die Funktion eines Stützwirbels hat. Der Zweck der soeben besprochenen Einrichtung kann nur darin bestehen, den Wirbel III in dieser Funktion zu unterstützen; gerade die Verbindung der Querfortsätze von Wirbel II und III scheint mir dafür beweisend zu sein. Diese ganze Einrichtung muss als eine Sacrumbildung aufgefasst werden. Der Mangel eines Gelenkes zwischen Suprascapulare und Apophyse des Querfortsatzes von Wirbel III setzt freilich einen großen Unterschied zwischen diesem Sacrum brachiale und einem Sacrum crurale, an Komplizirtheit der Bildung dagegen kann sich demselben kein einziges für die hintere Extremität bestimmtes Sacrum der recenten Anuren an die Seite stellen, sondern nur das gleichfalls aus drei Wirbeln bestehende Sacrum des Palaeobatrachus.

Dass bei den Exemplaren 16—19 keine sich neu bildende Einrichtung vorliegt, sondern eine alte, verschwundene atavistisch auftritt, die wahrscheinlich auch in den konkreten Fällen eine weitere Rückbildung erfahren hätte, dafür spricht am deutlichsten das verschiedene Verhalten des Dornes bei erwachsenen und bei juvenilen Exemplaren. Bei den erwachsenen Exemplaren ist ein Dorn äußerst selten, und zeigt eine ausgesprochene Zusammengehörigkeit mit den primitiven Zuständen des Nerven IV. Den juvenilen Exemplaren dagegen kommt zunächst ein kleiner Dorn allgemein zu.

¹ Die ungenügende Anlage der Intervertebralwülste, und die rudimentäre Anlage des Gelenkspaltes muss als Vorbereitung zur Wirbelsynostose gelten; ob die Synostose nachher immer eintritt ist eine andere Frage, bei den Exemplaren 18, 20 und 22 war sie thatsächlich eingetreten.

Ferner wurde ausschließlich bei juvenilen Exemplaren der Dorn in seiner vollkommensten Entwicklung, das ist in Verschmelzung mit der Apophyse des Querfortsatzes von Wirbel II getroffen. Wie es scheint, ist dieses Vorkommnis hier nicht ganz selten. Hieraus glaube ich den Schluss ziehen zu dürfen, dass *Bufo var.* ehemals jenes complicirte Sacrum brachiale besaß, welches heute nur noch rudimentär vorkommt, in mehr vollkommener Form bei juvenilen Exemplaren, in ganz zurückgebildeter bei erwachsenen. Die gelegentlich bei *Bufo var.* vorkommende Verschmelzung von Wirbel I und II ist als Rest eines Sacrum brachiale zu betrachten. Bei dem hierher gehörigen Exemplare 2 waren noch beide Dorne vorhanden. Der eine Querfortsatz von Wirbel II fehlt hier. Die rudimentäre Entwicklung dieses Querfortsatzes an der linken Seite von Exemplar 13 und 17 leitet zu diesem Defekte hin.

Wie weit sich die bei anderen Anurenarten vorkommenden Verschmelzungen proximaler Wirbel etwa auch auf ein Sacrum brachiale zurückführen lassen, müssen weitere Untersuchungen lehren.

Über die Verschmelzung der Querfortsätze proximaler Wirbel bei Anuren habe ich in der Litteratur bloß eine Angabe GOETTE'S (l. l. pag. 382) gefunden. GOETTE spricht die Vermuthung aus, bei der Unke könnten die Knorpelenden der Querfortsätze proximaler Wirbel gelegentlich verschmelzen. Bei fossilen Anuren ist eine Verbindung der Querfortsätze von Wirbel II und III bisher nicht beschrieben worden; trotzdem kann eine solche, durch knorpelige Apophysen vermittelt, sehr wohl bestanden haben.

Auch in anderen Wirbelthierklassen können Wirbel mit einander verschmelzen, um dem Schultergürtel als Stütze zu dienen. Bei den Rochen ist eine große Zahl von proximalen Wirbeln zu diesem Zwecke verschmolzen (C. GEGENBAUR, Kopfskelet der Selachier. pag. 263 und 297); bei den zu den Flugsauriern der Kreide gehörigen Pteranodontiden artikulierte das Schulterblatt mit den verschmolzenen Dornfortsätzen der Rückenwirbel (K. ZITTEL, Paläozoologie. III. pag. 795).

Bufo var. juveniles Exemplar 20. Makroskopisch war eine ganz ungenügende Abgrenzung von Wirbel V und VI sichtbar. Die ganze Wirbelsäule war leicht S-förmig gekrümmt, im proximalen Theile nach links, im distalen nach rechts. Wirbel III ragt am weitesten nach links vor, Wirbel VI und VII am weitesten nach rechts. Der rechte Condylus occipitalis ist stärker entwickelt und ragt weiter nach hinten als der linke. Mikroskopischer Befund: Der Intervertebralwulst zwischen Wirbel V und VI ist links schwach entwickelt.

die Anlage des Gelenkspaltes ist rudimentär. Rechts sind Intervertebralwulst und Anlage des Gelenkspaltes rudimentär. In Folge dessen wird die Chorda zwischen Wirbel V und VI nur sehr wenig eingeengt, in den ventral gelegenen Schnitten nur auf $\frac{2}{3}$ ihres Durchmessers. Die Anlage des Gelenkspaltes zwischen Wirbel VI und VII hat beiderseits eine abnorme Richtung, Wirbel VI wäre opistocoel geworden. Die Anlage des Gelenkspaltes zwischen Wirbel VII und VIII ist linkerseits nur wenig entwickelt. Die Intervertebralwülste zwischen Wirbel I und II, II und III, III und IV liegen rechts etwas weiter nach hinten als links. An den Intervertebralwülsten zwischen Wirbel IV und V ist eine entsprechende Asymmetrie nur noch leicht angedeutet. Die Bögen von Wirbel V und VI zeigen links ein normales Verhalten, rechterseits sind die Bögen verschmolzen, hyaliner Knorpel, Markräume und knöcherne Rinde gehen kontinuierlich von einem Bogen zum anderen über. Die Querfortsätze bleiben getrennt. Zwischen beiden Wirbeln tritt jederseits ein Nerv aus. Der linke Querfortsatz von Wirbel VIII läuft von der Hälfte seiner Länge an nicht mehr direkt lateralwärts, sondern biegt sich ein wenig nach vorn. Der linke Querfortsatz von Wirbel VII gabelt sich an seinem lateralen Ende in zwei aus hyalinem Knorpel bestehende Zinken, die eine verläuft nach vorn und außen und endet frei, die andere verläuft nach hinten und verschmilzt mit dem Querfortsatze von Wirbel VIII. Die ursprüngliche Grenze ist nur noch an der Anordnung der Knorpelzellen zu erkennen.

Bufo var. juveniles Exemplar 21. Makroskopisch war eine ungenügende Abgrenzung von Wirbel IX und Urostyl sichtbar. Mikroskopischer Befund: Intervertebralwulst und Anlage des Gelenkspaltes zwischen Wirbel IX und Urostyl sind rechts rudimentär, links nur schwach entwickelt. Die Bögen von Wirbel IX und X stehen rechts durch Gelenkfortsätze mit einander in Verbindung. Ein kurzer, mit einer Knochenhülle überzogener Stumpf, der frei nach außen und hinten ragt, ist als rechter Querfortsatz von Wirbel X aufzufassen. Links hat der Bogen von Wirbel X keinerlei Fortsätze, die Bögen von Wirbel IX und X bleiben auf dieser Seite getrennt.

Bufo var. juveniles Exemplar 22. Makroskopisch war eine ungenügende Abgrenzung von Wirbel IX und Urostyl sichtbar. Mikroskopischer Befund: Intervertebralwulst und Anlage des Gelenkspaltes zwischen Wirbel IX und Urostyl sind beiderseits rudimentär. Der ganze horizontale Theil des Bogens von Wirbel IX geht direkt

in den Bogen von Wirbel X über. Die Knochenhüllen beider Bögen gehen direkt in einander über. In der Gegend der Gelenkfortsätze deutete eine quere Zone dichtgedrängter Knorpelzellen noch die ursprüngliche Grenze beider Bögen an. Zwei ganz flache Erhebungen am Bogen von Wirbel X müssen als Rudimente von Querfortsätzen gelten.

Bei den Exemplaren 21 und 22 vereinigten sich also Wirbel IX und Urostyl ohne Betheiligung der Querfortsätze von Wirbel X. Die distalen Nerven zeigten, wie erwähnt, ein fortgeschrittenes Verhalten. Das stimmt durchaus zu der auf pag. 367 über die Verschmelzung von Wirbel IX und Urostyl bei den Exemplaren 10, 11 und 12 gemachten Bemerkung.

Dorpat, den 18./6. Juli 1892.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel XII.

Alle Abbildungen beziehen sich auf *Bufo variabilis*.

- Fig. 1. Anfangstheil eines linken Plexus brachialis. Ventrale Ansicht. Größenverhältnis 3/1. II, III und IV Rami ventrales der Spinalnerven II, III und IV. *hyp* N. hypoglossus. *br* N. brachialis longus. *th* N. thoracicus inferior IV. (pag. 348.)
- Fig. 2. Anfangstheil eines linken Plexus brachialis. Ventrale Ansicht. Größenverhältnis 4/1. Bezeichnungen wie bei Fig. 1. (pag. 349.)
- Fig. 3. Wirbel I, II und III ventrale Ansicht. Größenverhältnis 3/1. Exemplar 2. pag. 352.)
- Fig. 4. Wirbel VIII, IX und Urostyl. Ventrale Ansicht. Größenverhältnis 4/1. (Exemplar 8. pag. 356.)
- Fig. 5. Wirbel IX und Urostyl. Dorsale Ansicht. Größenverhältnis 2/1. (Exemplar 9. pag. 357.)
- Fig. 6. Ganze Wirbelsäule. Dorsale Ansicht. Größenverhältnis 2/1. Exemplar 10. pag. 358.)
- Fig. 7. Dasselbe Objekt. Ventrale Ansicht.
- Fig. 8. Wirbel I, II und III. Ventrale Ansicht. Größenverhältnis 2/1. Exemplar 13. pag. 359.)
- Fig. 9. Frontalschnitt durch die Körper von Wirbel I, II und III eines juvenilen Exemplars. Größenverhältnis 20/1. *ch* Chorda. Exemplar 16. pag. 369.)
- Fig. 10. Frontalschnitt durch die rechte Hälfte der Wirbel I, II und III desselben juvenilen Exemplars in der Höhe der Querfortsätze. Größenverhältnis 20/1. Der Umriss des Querfortsatzes von Wirbel II ist nach benachbarten Schnitten hinzuergänzt. Hyaliner Knorpel punktiert. knöcherne Partien dunkler gehalten. *m* Markraum. *s* Suprascapulare.

Zeugnisse für die metamere Verkürzung des Rumpfes bei Säugethieren.

Der Musculus rectus thoraco-abdominalis der Primaten.

Eine vergleichend-anatomische Untersuchung

VON

Georg Ruge

in Amsterdam.

Mit Tafel XIII und XIV sowie 11 Figuren im Text.

Die ventrale, gerade verlaufende Muskulatur, welche bei Amphibien über den Rumpf in mehr gleichmäßiger und zusammenhängender Lage sich ausdehnt, ist bei Reptilien gespalten. Eine Halsportion erlangte Selbständigkeit, indem sie von einem ansehnlicheren, schwanzwärts befindlichen Abschnitt sich ablöste. Gleiche Zustände sind auf die Säugethiere übertragen worden. Der distale oder hintere Abschnitt der genannten Muskulatur ist hier an der Ventralfläche des Brustkorbes, sowie am Becken befestigt. Es besteht demgemäß eine thoraco-abdominale, gerade Rumpfmuskulatur bei Säugethieren. Bei den meisten unter ihnen dehnt sich der Muskel bis zur 1. Rippe aus und entbehrt so nicht der Anklänge an den erst bei Reptilien verlustig gegangenen Zusammenhang mit der cervicalen Muskulatur, welche auch ihrerseits am Thorax Befestigungen gefunden hat. Primitive Zustände erhielten sich also in der Ausdehnung des thoraco-abdominalen geraden Rumpfmuskels über den ganzen Brustkorb. In ihnen finden wir unschwer Zeichen engeren Anschlusses der Mammalier an niedere Amnioten und selbst an amniote Formen. Der ursprünglichen Eigenschaft am Muskel ward eingehends bei den

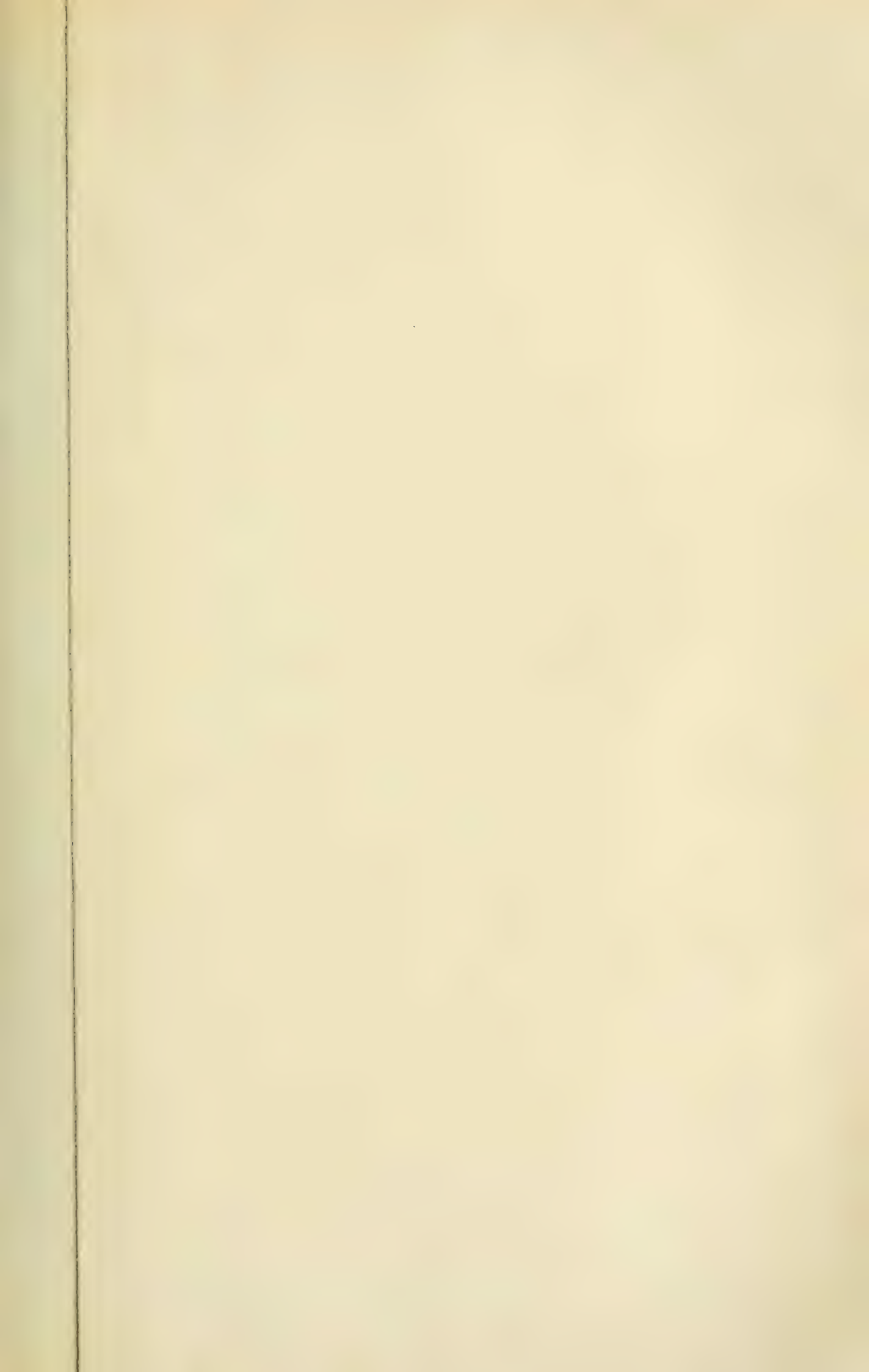


Fig 1

II
III
IV

hup

lv

th

Fig 2

II
III
IV

hup

lv

th

Fig 3

Fig 4

Fig 6

Fig 7

Fig 9

lv

I

lv

II

lv

III

Fig 5

Fig 10

I

lv

II

lv

III

lv

P

lv

Fig 8

Halbaffen gedacht¹. Auch an anderer Stelle wurde dieselbe besprochen².

Der gerade Rumpfmuskel bewahrt bei niederen Affen fast durchgehends eine proximale Ausdehnung bis zur 1. Rippe. Das ist für viele Formen bekannt geworden. TH. L. W. BISCHOFF erwähnt z. B. in seinen »Beiträgen zur Anatomie des *Hylobates leuciscus*«³ jenes Verhalten bei *Hapale*, *Cercopithecus* und *Cynocephalus*. Älteren Autoren war die Thatsache auch nicht entgangen. Sie ist mir gleichfalls entgegengetreten und hat mich zu neuen Erwägungen geführt.

Bei den höchst stehenden Affen büßt der thoraco-abdominale gerade Ventrahnuskel ansehnliche Partien seiner proximalen Ausdehnung ein. Der Muskel verändert dabei seine Ursprungsfläche, welche von der 1. Rippe auf weiter caudalwärts folgende Skeletspangen sich verlagert. Die 5., 6. und 7. Rippenpaare werden schließlich vom Muskel in Anspruch genommen. Der distalwärts sich bewegende Rückzug des thorakalen Abschnittes des geraden Rumpfmuskels dürfte beim Menschen am weitesten sich vollzogen haben. Bei ihm, sowie bei Anthropoiden rückte die Anheftungsstelle des Muskels der abdominalen Grenze näher und näher, ohne den thorakalen Charakter jedoch ganz und gar eingebüßt zu haben.

Da der distale Abschnitt der ventralen Fläche des Thorax stets vom Muskelbauche bedeckt bleibt, so können wir vom vergleichend-anatomischen Standpunkte die Wahl des für den Muskel beim Menschen gewählten Namen »*Musc. rectus abdominis*« nur in sehr bedingter Weise eine glückliche nennen.

Zunächst ist das Ursprungsverhalten des Muskels zu besprechen. Es soll gezeigt werden, dass eine ununterbrochene Reihe von Zuständen, das primitivste und das differenteste Verhalten vermittelnd, bei den Primaten nunmehr bekannt geworden ist. Auf Einrichtungen, welche die Grundlage für später zu Erörterndes sein werden, wird hingewiesen werden müssen. Eine rationelle Darstellungsweise anatomischer Dinge erfordert es, das Differente vom Ursprünglichen abzuleiten. Wir folgen dieser Weise.

¹ Morphol. Jahrbuch. Bd. XVIII. Heft 2. pag. 258 etc.

² Anatomisches über den Rumpf der Hylobatiden. Aus den »Zoologischen Ergebnissen einer Reise in Niederländisch Ost-Indien« von MAX WEBER. Heft 2. 1890. pag. 369.

³ Abhandlungen der II. Kl. der königl. Akademie der Wissenschaften. Bd. X. III. Abtheilung.

1. Ursprung des Muskels.

Im indifferentesten Zustande entsteht der Muskel mittels einer zarten platten Sehne am Knorpel der 1. Rippe. Die Ursprungssehne erstreckt sich unter allmählicher Verbreiterung frei über die Knorpel folgender Rippen. Der Muskelbauch geht in verschiedener Höhe aus der Sehnenplatte hervor. Mediale Sehnenbündel sind dem lateralen Sternalrande verbunden. Als sternale Ursprungssehnen dehnen sie sich sehr verschieden weit distalwärts aus. Längs des lateralen Sternalrandes beginnt also eine distale Verlagerung von Ursprungstheilen. Parallel verlaufende sehnige Ursprungsbündel findet man dann lateral am Muskel; sie gehen von der 1. Rippe aus. Die medialen, mehr schräg lateral- und distalwärts ziehenden Sehnenbündel sind sternaler Natur.

Fig. 1.



Der proximale Abschnitt des M. rectus thor.-abdominalis von *Semnopithecus nasutus*, mit dessen Inscriptio-
nen und Nerven. 1:3.

Diese Art des Ursprunges finde ich bei *Cynocephalus sphinx* (Tafelfigur 7), *Cynocephalus Mormon* (Tafelfigur 8), *Inuus nemestrinus* (Tafelfigur 2), *Cercopithecus radiatus et sinicus* (Tafelfigur 5), *Cercopithecus cynomolgus*, *Semnopithecus leucopymnus et nasutus*, was die nebenstehende Textfigur 1 und die Tafelfigur 3 angeben.

Die Figuren zeigen, wie die 1. Rippe verschiedenartig von der Ursprungssehne in Anspruch genommen ist; sie geben auch an, dass die medialen, sternalen Sehnenbündel den Flächen der einzelnen Rippen eine Strecke weit adhärent zu sein vermögen, und dass dann den Gliedmaßenmuskeln der Brust ein costaler Flächenstreif längs des Brustbeines geboten wird, auf welchem sie ihr Ursprungsgebiet haben ausdehnen können.

Der Übergang der Sehne in den Muskelbauch erfolgt in schräger Linie, welche in der Höhe der 3. oder 4. Rippe lateral beginnt, um distal- und medianwärts dem Sternum zu verlaufen. Hier endet sie sehr verschiedenartig. Das Ende wird in der Höhe der 5. bis zur 9. Rippe hin gefunden.

Oftmals läuft die Grenzlinie auf den Schwertfortsatz aus, von welchem Muskelbündel dann zu entspringen pflegen. Dies trifft man z. B. bei *Sennopithecus leucopymnus* an (Tafelfigur 3). Liegt das mediale Ende der Grenzlinie in der Höhe von sternalen Rippen, so dienen diese zum Ursprunge für Muskelbündel, was für *Cynoceph. sphinx* zutrifft (Tafelfigur 7). Immer sind es aber mediale Muskelbündel, welche durch zuerst erworbene Beziehungen zum Skelet sich auszeichnen.

Die platte Ursprungssehne ist sicher muskulöser Natur gewesen. Das Verhalten bei Amphibien lässt keine andere Deutung zu. Wir folgern zugleich hieraus, dass der Thatbestand bei Primaten um so primitiver wird sein müssen, je weiter proximal die Grenzlinie zwischen Sehne und Muskelplatte sich erhielt. So werden wir z. B. den Zustand bei *Cynocephalus Mormon* (Tafelfigur 5), bei welchem die Grenzlinie lateral die 3. und medial die 5. Rippe schneidet, als einen viel indifferenteren beurtheilen als denjenigen bei *Cynocephalus sphinx*, *Sennopithecus* und *Inuus*; denn bei letzterem (Tafelfigur 2) bestreicht die Grenzlinie lateral die 4. und trifft medial sogar die 9. Rippe.

Die Ursprungssehne des Muskels trat an die Stelle muskulöser Elemente. Dies geht noch aus manchen anderen Erscheinungen hervor. Dass der Muskel an kontraktilem Elementen Einbuße erlitt, schlug zum Nutzen anderer Organe aus. Die Sehnenplatte wurde nämlich nutzbar zur Anheftung proximaler Portionen des *Musc. obliquus externus thoraco-abdominalis*; sie wurde fernerhin geeignet zum Ursprunge der *Mm. pectorales*, deren Bündel vom Sternum auf die Ursprungssehne des *Rectus* übergriffen. In dieser Conjugation der Pektoralmuskeln mit der Ursprungssehne des *M. rectus* erblicke ich zugleich die Ursache für die allmählich sich einstellende Verlöthung der Sehnenbündel des *M. rectus* mit der dem Brustbeine benachbarten Thoraxwand, welche Erscheinung in rückwirkender Weise die Ursprungsbündel der *Pectorales* ebenfalls in direktere Beziehung mit der costalen Thoraxwandung brachte. Ein Komplex gegenseitig abhängiger Erscheinungen liegt hier vor, welche sich auch darin äußern, dass die oberflächlichen Gliedmaßenmuskeln der Brust ihren Ursprung vom Sternum in lateraler Richtung stets bis zur frei verlaufenden Ursprungssehne des *Musc. rectus* ausdehnen. Die *Mm. pectorales* empfangen Zuwachs kontraktilem Elemente auf Kosten der räumlichen Ausdehnung des geraden Rumpfmuskels. Es liegt ein auf engem Raume ausgefochtener Kampf von Theilen im Organismus vor.

Regressive Umwandlungen am *M. rectus* leiten sich mit der sehnigen Metamorphose eines muskulösen Abschnittes ein; sie setzen sich fort durch das Verwachsen der Sehnenplatte mit der festen Unterlage und finden in der völligen Verlöthung mit dieser ihr Ende. In allen Stadien der Rückbildung von proximalen Rectusabschnitten nimmt man eine korrelative Ausbildung der Nachbarschaft wahr.

Vortheile erwachsen aus der Rückbildung am Rectus auch für den Muskel selbst; sie sind bereits an niederen Zuständen erkennbar. Muskelbündel gewinnen Ursprungsflächen am Skelette, zuerst an distalen Theilen des Sternum, dann an den Knorpeln sternaler Rippen. Da, wo der *Proc. ensiformis* von Ursprungsportionen in Anspruch genommen ist, werden diese der Abdominalwand hauptsächlich zu Gute kommen, da sie nunmehr direkt eine ergiebige Lageveränderung des Schwertfortsatzes, mithin des Sternum, sowie der ganzen ventralen Thoraxwandung ausüben können. Die Verlagerung sternaler Ursprungsbündel des Rectus in distaler Richtung ist, wie wir sehen, in mehrfacher Beziehung mit Vortheilen für den Organismus nothwendig verknüpft. Diese Vortheile kommen sowohl der Nachbarschaft (*Mm. pectorales*) als auch dem *Musc. rectus* selbst zu Gute. Es ist daher auch leicht zu erkennen, auf welche Weise am *M. rectus* unter Rückbildungserscheinungen gleichzeitig Ausbildungen sich anbahnen werden. Wenn im Folgenden von Reduktionen am Muskel die Rede ist, so wird man doch nie übersehen dürfen, dass mit ihnen auch Fortschritte verschiedenster Art innigst gepaart sind.

Der hohe Ursprung von der 1. Rippe, sowie vom Seitenrande des Sternum ist bei niederen Affen sehr verbreitet. J. F. MECKEL¹ giebt den Ursprung von jener Rippe für folgende Formen an: *S. Inuus*, *S. sphinx*, *maimon*, *jacchus*, *midas*, *aethiops*, *fuliginosa*, *sabaea*, *aygala*, *capucina* etc. SANTE SIRENA² beobachtete bei *Myectes fuscus* eine gleiche proximale Ausdehnung des Muskels, welcher sich längs des lateralen Sternalrandes bis zum Schwertfortsatze erstreckte. Nach v. BISCHOFF³ liegt der Ursprung an der 1. Rippe und am Sternalrande bei *Cynocephalus maimon*, *Cercopithecus sabaeus*, *Macacus cynomolgus* und *Hapale penicillata*. ERNST BURDACH⁴ über-

¹ System der vergleichenden Anatomie. Dritter Theil. pag. 450. Halle 1828.

² Ricerche sulla miologia del *Myectes fuscus*. Giornale di Scienze naturali ed economiche. Vol. VII. 1871.

³ l. c. pag. 223 und 286.

⁴ Berichte von der kön. anatom. Anstalt zu Königsberg. 1838. pag. 34 u. 35.

sah die von der 1. Rippe kommende platte Ursprungssehne des *M. rectus* bei *Inuus*, *Cynocephalus* und *Cercopithecus*. Er lässt den Muskel bei *Inuus* und *Cynocephalus* bis zur 5., bei *Cercopithecus* bis zur 4. Rippe hinauftragen. Die vom *Musc. obliq. ext.* abgesprengte und von der 1. Rippe entspringende Zacke ist dem Autor bei *Cercopithecus* bekannt geworden. Dieselbe wird aber in eigenthümlicher Weise mit dem *Rectus abdominis* in engere Beziehung gesetzt, indem BURDACH nicht abgeneigt ist, die *Obliquus*-Zacke als einen durch eine Zwischensehne verbundenen Bauch des *Rectus* zu betrachten, welch letzterer dann allerdings bei *Cercopithecus* bis zur 1. Rippe hinauftrage. Eine lose Zusammenstellung der Ursprungsverhältnisse des *M. rectus* findet man bei LECHE (BRONN's Klassen und Ordnungen. Bd. VI, 5. Abth. 1892. pag. 787). R. WIEDERSHEIM hebt im »*Bau des Menschen als Zeugnis für seine Vergangenheit*« hervor, dass der *Rectus thoracis* des Menschen hier und da bis ins Niveau der 2., ja selbst, wie bei vielen Affen, vielleicht bis zur 1. Rippe vordringe¹. Bei TESTUT² findet man die diesbezüglichen genaueren Angaben zusammengestellt. TESTUT erwähnt dabei LENOIR's³ Beobachtung von der Ausdehnung des Muskels bis zum Schlüsselbeine. Dass der menschliche *Musc. thoracico-abdominalis* bis zur Grenzscheide von Hals und Brust sich auszudehnen vermag, ist eine bedeutsame Thatsache. Sie findet ihre Erklärung durch die Annahme eines atavistischen Zustandes. Es wird sicherlich gelingen, das ontogenetische Beweismaterial hierfür zu Tage zu fördern. Ich halte es nicht für glücklich, unter Umständen sogar für unrichtig, die Variationen proximaler Ausdehnung des menschlichen Muskels bis zur 1. Rippe als Versuche zu bezeichnen, früher inne gehabte Befestigungspunkte wieder zu gewinnen (vgl. WIEDERSHEIM, l. c. pag. 55, 58). Einer derartigen Darstellung kann ja die Vorstellung von einem progressiven Processe zu Grunde liegen, welcher ein reducirtes Organ aufs Neue ergriffen habe. C. GEGENBAUR verworthe in der 4. Auflage der *Anatomie des Menschen* (1890. pag. 396) die am Muskel bekannten Zustände bei Thieren als geschichtlichen Überblick für den Muskel beim Menschen.

Niedere Affen bewahren Eigenschaften, welche die Muskeln sehr vieler Säugethiere kennzeichnen; sie schließen sich an die

¹ Freiburg 1887. pag. 55.

² *Les anomalies musculaires chez l'homme etc.* Paris 1884. pag. 152.

³ *Bulletins de la Soc. Anat. de Paris.* 1832.

Halbaffen darin unmittelbar an. Es besteht auch bei den letzteren die innigste Wechselbeziehung zwischen dem *M. rectus thoraco-abdomin.* und den oberflächlichen Gliedmaßenmuskeln der Brust: denn beide scheinen sich auch hier den Platz streitig zu machen, da die *Mm. pectorales* die Thoraxfläche stets bis hart an den Rectusrand besetzen¹.

Bei *Ateles paniscus* finde ich die platte Rectussehne am 1. Intercostalraume und lateral vom Sternum der Thoraxwandung innigst verbunden. Der Muskel entspringt demnach mit lateraler Portion vom Knorpel der 2. Rippe. Medial sich anschließende Ursprungs-bündel finden sich am Knorpel der 3. bis 7. Rippe. Diesen costalen Zacken schließen sich sehnige sternale Bündel bis zur Sternalinsertion der 10. Rippe hin an. Die Tafelfigur 9 vergegenwärtigt das Verhalten. Auf ihr erkennt man den Übergang der Sehne in den Muskelbauch in einer steilen Linie, welche lateral in der Höhe der 4. Rippe anhebt und medial in derjenigen der 10. Rippe endigt.

Die proximale Reduktion der Ursprungssehne erfolgte durch Verklebung derselben mit der Brustwand, in der Höhe der 2. Rippe bis zu 1 cm Entfernung vom Sternalrande, distalwärts in nur geringerer Ausdehnung. Für die oberflächlichen Muskeln der Brust ist auf diese Weise lateral vom Sternum ein unregelmäßig dreieckiges Ursprungsfeld am Skelette gewonnen.

MECKEL² führt an, dass der Rectus bei *Ateles* von der 5., 6. und 7. Rippe entspringe. Die völlige Richtigkeit dieser Angabe möchte ich in Zweifel ziehen, da eine progressive Umwandlung wie bei den Anthropoiden vorliegen würde. Eine Einleitung zur Herstellung solchen Verhaltens aber liegt allerdings bei *Ateles* vor.

Mycetes fuseus verhält sich nach SANTA SIRENA's³ Beobachtungen in so fern primitiver als *Ateles*, als die Beziehungen zur 1. Rippe bewahrt geblieben sind, aber fortgeschrittener in so fern, als eine laterale Zacke von der 4. Rippe Anheftung sich erworben hat. Auch bei *Mycetes* dehnten sich mediale Bündel bis zum Schwertfortsatze aus. Bei beiden platyrrhinen Affen gewinnt der Muskel zuerst die distal sich erstreckenden thorakalen Ursprünge eben so wie bei anderen niederen Formen längs des Sternum, also an denjenigen Stellen, welche am meisten und zuerst von den *Mm. pectorales* beeinflusst werden müssen.

¹ Man vergleiche z. B. die Fig. 14 meiner oben citirten Untersuchung.

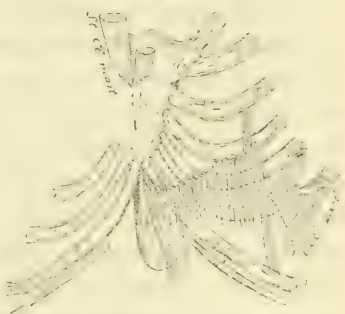
² l. c. pag. 450.

³ l. c. pag. 31.

Die Platyrhinen sind, so weit bekannt, fortgeschrittener als die niederen Catarrhinen. Ein von Ateles innegehaltenes Entwicklungsstadium kann in menschlichen Varietäten wieder zu Tage treten. Bei TESTUT¹ sind die Beobachtungen von PORTAL, BEAUNIS und BOUCHARD zusammengestellt, nach welchen der menschliche gerade Rumpfmuskel von der 2. Rippe Zacken bezieht. TESTUT lässt für diese und ähnliche atavistische menschliche Varietäten des *M. rectus thoraco-abdominalis* TURNER'S² Bezeichnung »*M. rectus thoracis*«, sowie diejenige von HALBERTSMA³ »*M. accessorius ad rectum*« gelten. WIEDERSHEIM spricht dem zufolge kurz von einem »*Rectus thoracis*« (l. c. pag. 55).

Die Hylobatiden lassen Formzustände erkennen, welche in ihrer Mannigfaltigkeit einerseits an die vorgeführten bei den Platyrhinen, andererseits aber an die höchst entwickelten Verhältnisse bei den Anthropoiden sich anreihen. Als Übergangsformen beanspruchen die Hylobatiden unser Interesse. Den genauen Thatbestand, die Beobachtungen der Autoren (v. BISCHOFF⁴, DENIKER⁵, KOHLBRÜGGE⁶), sowie die eigenen findet man in meiner oben erwähnten Abhandlung zusammengestellt. Eine neue Beobachtung bei *Hylobates syndactylus* (jung. ♀) giebt die nebenstehende Fig. 2 wieder. Ich fasse das Hauptsächlichste in Folgendem zusammen. Der Muskel zog sich vom Sternalkörper völlig zurück. Zwischen letzterem und der scharf markirten Ursprungslinie, über sternale Rippen ziehend,

Fig. 2.



Ursprungsportion des *Musc. rectus thoraco-abdominalis* von *Hylobates syndactylus*. 1:2.

¹ l. c. pag. 152 und 153.

² Journal of Anatomy and Physiology. Tome I. 1868. pag. 250; Tome II. 1869. pag. 393.

³ Verslagen en Mededeelingen der Koninklijke Akademie van Wetenschappen. Amsterdam 1861. pag. 164.

⁴ l. c. pag. 223, 286.

⁵ Recherches anatomiques et embryologiques sur les singes anthropoïdes. Archive de Zool. exp. et gén. Tome III. Suppl. 1885.

⁶ Zoologische Ergebnisse einer Reise in Niederländisch Ost-Indien, herausgegeben von Dr. MAX WEBER. Bd. I. Heft II. Leyden 1891.

eröffnet sich dem *M. pectoral. major* ein breites Feld zum Ursprunge. Die gezackte Ursprungslinie des *Rectus* beginnt lateral an proximalen Rippen und endigt an der Sternalinsertion der letzten wahren Rippe. Von hier aus erstreckt sich regelmäßig eine kräftige Zacke auf den *Proc. ensiformis*. Das für den *Musc. pectoralis major* freigewordene Feld wird hier und dort von Sehnenstreifen durchzogen, welche vom Muskel proximalwärts zu benachbarten Rippen gelangen. Solche Sehnenzüge zeugen, worauf GEGENBAUR auch am menschlichen Muskel hinweist, für die Rückbildung von muskulösen Elementen und weisen die Annahme einer Muskelwanderung von der Hand. Die Rückbildung hat sich sternal in bedeutend rascherem Tempo als lateralwärts vollzogen, wo die meisten proximal gelegenen Costalzacken gefunden werden. An zwei Exemplaren von *Hyl. syndactylus* boten die 3. bis 7. Rippe, an einem anderen Exemplare die 4. bis 7. Rippe Ursprungsflächen dar. Auf Textfigur 2 ist ein Zwischenstadium zwischen früher Beobachtetem erkennbar: die Zacke von der 3. Rippe ist auf einen dünnen Sehnenstreif eingeschmolzen. Bei *Hyl. agilis* entsprang der Muskel von der 4. bis 8. Rippe; die Zacke der 4. Rippe war zur Sehne rückgebildet. Völlige Reduktion dieser Sehne erfolgte bei *Hyl. leuciscus*, *lar* und *agilis* (helle Var.), bei denen der Muskel von der 5. bis 8. Rippe entsprang. Die proximale Ausdehnung schwankt zwischen 3. bis 5., die distale zwischen 7. und 8. Rippe. Findet proximal eine Abnahme von Costalzacken statt, so tritt distal eine Zacke von der 8. Rippe hinzu. Die sternale Portion vom Schwertfortsatze spielt bei den Hylobatiden durch Konstanz und Mächtigkeit eine Rolle. Bei *Ateles* und *Cynocephalus mormon* fehlt diese Zacke; sie ist winzig bei *Inuus*, *Cynocephalus sphinx* und *Cercopithecus*, kräftiger bei *Semnopithecus*. Ihr Fehlen trifft bei *Ateles* wohl mit dem Primitivbestande von zehn Sternalrippen zusammen und kann demnach selbst als Indifferenzzustand gut verstanden werden. Ihre stärkere Entwicklung bei *Semnopithecus* koincidirt mit der Verminderung der Sternalrippen bis auf sieben Paare, wonach die sekundäre Natur der Muskelportion plausibel gemacht werden kann. Erst von den Hylobatiden an erhält die Zacke vom *Proc. ensiformis* durch die Reihe der Anthropoiden bis zum Menschen hin größere Bedeutung. Auch bei diesen Formen ist die geringe Anzahl von sieben Sternalrippen ein Normalbefund geworden, so dass eine Korrelation zwischen Thoraxveränderung und Ausbildung jener sternalen Muskelportion nicht unwahrscheinlich ist.

Die Wechselbeziehung, welche zwischen den Ursprüngen des *M. rectus thoraco-abdominalis* und der *Mm. pectorales* besteht, hat für die *Hylobatiden* dargelegt werden können. Was der *Rectus* an Gebiet verlor, erwarben sich diese sofort, so dass beide Muskeln, dicht an einander grenzend, in gegenseitiger strenger Abhängigkeit gefunden wurden. Die kräftigen *Pectoralmuskeln* verdrängten den *Rectus* unter gleichzeitiger Rückbildung sternaler Rippen bis auf den Schwertfortsatz. Nur im Zusammenhalte verschiedener Vorgänge konnte der einzelne Zustand uns verständlich werden.

Auch die anthropoiden Affen bieten in jener Betrachtungsweise Neues dar. Über das gewöhnliche Verhalten des Muskelursprunges unterrichten die Autoren hinreichend. Nach deren Angaben stimmen die *Anthropoiden* in allen wesentlichen Punkten überein, und der Mensch schließt sich ihnen an. Während bisher keine Beobachtung vorliegt, nach welcher die 3. Rippe bei anthropomorphen Affen durch Ursprungsbündel des Muskels in Anspruch genommen wäre; so ist Derartiges wohl vom Menschen bekannt geworden. TESTUT¹ erwähnt in seiner Zusammenstellung die diesbezüglichen Angaben von BOERHAVE und MECKEL. Die MECKEL'schen Daten waren vorher von J. HENLE² verwerthet. Ich finde bei MECKEL jedoch nur die Angabe eines abnormen Ursprunges von der 4. Rippe. Der unter den *Hylobatiden* bei *Syndactylus* gefundene indifferenteste Zustand kann TESTUT zufolge als atavistische Erscheinung beim Menschen wieder erscheinen. Darin, dass der Muskel proximale Ursprungszacken von der 4. Rippe beziehen kann, stimmen die *Anthropoiden* und der Mensch überein. Nach eigenen Erfahrungen nehme ich an, dass solches bei *Anthropoiden* häufiger zu geschehen pflegt als beim Menschen. CRUVEILHIER³ hält einen Ursprung von der 4. Rippe beim Menschen für keine Seltenheit. TESTUT⁴ spricht sich im gleichen Sinne aus: er weist auf die Angaben KAAUW's⁵ hin, sowie auf die von MECKEL⁶. Dieser erwähnt bereits die Annäherung jener Varietät an die Bildung bei den meisten Säugethieren. Auch mir wurden ähnliche Zustände aus eigener Erfahrung bekannt, seitdem ich den hier behandelten Fragen besonderes Interesse schenkte. Die folgende

¹ l. c. pag. 152.

² Handbuch der systematischen Anatomie. Muskellehre. 1858. pag. 55.

³ Traité d'Anatomie descriptive. 1862. Tome I. pag. 526.

⁴ l. c. pag. 152.

⁵ Nov. Comment. Petropol. Tome II. pag. 559.

⁶ Handbuch der menschlichen Anatomie. Bd. II. Halle-Berlin 1810. pag. 454.

Darstellung stützt sich auf Befunde, welche für andere Fragen noch Dienste thun sollen.

Drei Exemplare von Chimpanse, sowie je zwei Exemplare von Gorilla und Orang waren der Grundstock für eigene Erfahrungen. Stets hat sich die laterale Zacke als die primitivste erwiesen, da sie am weitesten proximal entspringt. Die medialen Ursprungsbündel sind die differenteren; ihre Anheftung liegt stets an dem Insertionstheil der letzten sternalen Rippen, sowie am Schwertfortsatze. Die Ursprungslinie verläuft in der Regel ausgezackt in schräg median- und distalwärts geneigter oder in nahezu querer Richtung über die Thoraxfläche. Zuweilen ist die schräge Linie jedoch in umgekehrter Richtung median- und proximalwärts verfolgbar (Textfigur 9, Tafelfigur 10). Dies ist dann durch die starke distale Krümmung derjenigen Rippen verursacht, von welcher die weitest proximal gelegene Zacke entsteht. Hart bis an die Ursprungslinie des *Musc. rectus thor. abdom.* drängen die Bündel der *Mm. pectorales* heran, so dass auch hier Wechselbeziehungen zwischen beiden, lebhaft sich äussernden Organen bestehen. Am häufigsten nimmt der Muskel wie beim Menschen neben der dabei bestehenden, sternalen Zacke, die 5. bis 7. Rippe in Anspruch. Nicht selten kommt die laterale Zacke in ursprünglicherer Weise von der 4. Rippe, entspringt die mediale Portion von der 8. Rippe, namentlich, wenn diese die sternale Natur bewahrt hat. Im Vergleiche mit den Hylobatiden sind die Anthropoiden in Gemäßheit der normalen Befunde vorgeschrittener: der Ursprung des Muskels ist von der proximalen, sowie von der distalen Richtung her mehr beschränkt, er ist auf die 5.—7. Rippe angewiesen. Bevor wir jedoch die Stellung der Hylobatiden zu den Anthropoiden genau abschätzen können, werden Massenuntersuchungen, wie sie uns W. GRUBER für andersartige menschliche Einrichtungen zur Verfügung gestellt hat, auch hier angestellt werden müssen.

Im Vergleiche der Befunde bei Anthropoiden und Hylobatiden mit denen bei niederen Affen hebt sich die Erscheinung heraus, dass die Ventralfläche des Thorax an Werth für die an ihr ansässig gewordene Muskulatur erheblich gewonnen hat. Anfangs unbesetzt, ist sie später mit Ursprungszacken dicht besät, wobei die Gliedmaßenmuskeln den Rumpfmuskeln das Territorium abgewonnen haben. In diesen gewichtigen Thatsachen erkennt man einen Einfluss der letzteren auf den Thorax, zu dessen Umformungen sie Beiträge liefern. Diese Dinge dürfen in ihrer vollen Bedeutung nicht mehr übersehen werden.

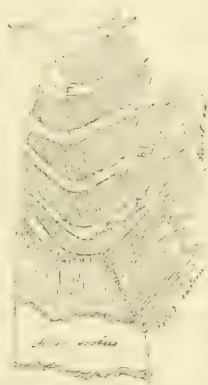
Beim Chimpanse finde ich zweimal laterale, von der 4. Rippe entspringende Bündel (Textfigur 5). In beiden Fällen entwickelt sich in der Höhe der 5. Rippe aus platter Sehne der Muskelbauch. In der sehnigen Natur der Zacke äußert sich die eingeleitete Rückbildung, welche auf Textfigur 3 vollendet erscheint: die Zacke entspringt dann vom Knochentheile der 5. Rippe. Die proximale, laterale Portion des Muskels entsteht beim Gorilla einmal von der 4., einmal von der 5. Rippe, auf Textfigur 6 vom Knochen und Knorpel der 4., auf Tafelfigur 10 vom Knorpel der 5. Rippe. Beim Orang finde ich zweimal das differentere Verhalten (vgl. Textfigur 7). Bei allen Formen ziehen Ursprungsbündel in geschlossenen Zügen von 4. oder 5. Rippe medianwärts über Inter-costalräume und 6., 7. und auch 8. Rippe bis zum Proc. ensiformis hin. Zweimal nahm der *M. rectus* beim Chimpanse, einmal beim Gorilla (Tafelfigur 10), beim Orang in keinem Falle die 8. Rippe in Anspruch (Tafelfigur 6 und Textfigur 4). Beide Fälle des primitiven proximalen Ursprungsverhaltens von der 4. Rippe beim Chimpanse kombinieren sich mit dem primitiven distalen Ursprunge von der 8. Rippe. Vollkommen gleiche Verhältnisse treffen für den Gorilla der Tafelfigur 10 nicht zu.

Die Sternalportion (Proc. ensif.) ist in der Regel sehr kräftig und kann sich weit am Schwertfortsatze distalwärts erstrecken. Andererseits kann sie aber auch vermisst werden, was beim Chimpanse der Textfigur 3 der Fall ist. Sie ist bei den Hylobatiden durchgängig stärker entwickelt als bei den Anthropoiden.

Gleiche Erwägungen, welche beim Vergleiche niederer Affen mit Hylobatiden sich ergaben, finden auch hier berechnigte Anwendung. Die Sternalportion ist in der Primatenreihe langsam ausgebildet. Es bleibt aber schwierig, zu entscheiden, ob das zeitweilige Fehlen derselben bei Anthropoiden einem indifferenten oder differenten Verhalten gleich komme. Ich möchte eher einer letzteren Annahme das Wort sprechen und annehmen, dass Ursprungsbündel vom Schwertfortsatze beim Exemplare der Textfigur 3 verloren gingen. Eben so wäre dann die Angabe von GRATIOLET und ALIX über Chimpanse zu beurtheilen.

Für denjenigen, welcher der vergleichenden Anatomie Beweis-

Fig. 3.



Ursprungsportion des Musc.
rectus thor.-abdominalis von
Troglodytes niger. 1/3.

kraft zuschreibt, ist nichts so sicher als die Annahme, dass die Anthropoiden eine Rectusportion besaßen, welche die Knorpel der 1.—4. Rippe bedeckte, dass dieser Abschnitt auf dem Wege allmählicher Rückbildung ausgeschaltet wurde. An Stelle der reducirten Rectusportion findet man die Intercostalräume häufig von einer derben Fascie überzogen. Es ist nicht in gleicher Weise sicher festzustellen, ob diese Fascia pectoralis profunda direkt von jenen Muskeltheilen sich herleite. Dies ist wohl möglich, ja wahrscheinlich, aber sicher ist es nicht; denn Fascien entstehen nicht allein durch Rückbildung von Muskeln. Eine schablonenmäßige Beurtheilung der Fascien ist meiner Ansicht nach unstatthaft. Nicht Alles, was an Stelle eines zu Grunde gegangenen Organs sich befindet, ist von diesem direkt herleitbar. In jener derben, bindegewebigen, die Intercostalräume überbrückenden Membran sind bei Anthropoiden keine Bündel wahrnehmbar, welche mit denen der Rectussehne niederer Affen parallel verlaufen. Als Ursache für die Ausbildung der derben Fascie können mit Recht auch die Ursprungsportionen der *Mm. pectorales* verantwortlich gemacht werden. Die Fascie wäre dann kein rückgebildetes, vielmehr ein sich ausbildender Bestandtheil der Brustwand. In wie fern dieselbe aber aus restirenden, funktionslos gewordenen Muskeltheilen, durch die *Mm. pectorales* gezüchtet, emporgewachsen sei, lässt sich nicht ausmachen.

Die Litteraturangaben über den Ursprung des *M. rectus* der Anthropoiden decken sich theilweise mit den eigenen Beobachtungen, sind aber größtentheils sehr ungenau und dann schwer verwendbar. Den indifferentesten Befund theilt DENIKER¹ von einem Gorillafötus mit, bei welchem der Muskel von der Fascie im vierten Intercostalraume und von der 5. Rippe entspringt. Andere Autoren sahen die proximalen Ursprungsbündel über die 5. Rippe nicht herausragen. DUVERNOY² giebt an, dass der *M. rectus* des Gorilla wie bei anderen Anthropoiden an der 5.—8. Rippe befestigt sei, aber auch vom *Proc. ensiformis* entspringe. GRATIOLET und ALIX³ lassen den Muskel des Chimpanse von den gleichen Rippen herkommen, vermissen aber den

¹ O. c. pag. 135.

² Des caractères anatomiques des grands singes pseudo-anthropomorphes. *Archiv du Muséum*. Tome VIII. Paris 1855. pag. 190.

³ Recherches sur l'anatomie du Troglodytes Aubryi, Chimpanse d'une espèce nouvelle. *Nouvelle Archives du Muséum d'histoire naturelle de Paris*. Tome II. pag. 130—131.

sternalen Ursprungskopf. Der von VROLIK¹ am Chimpanse beobachtete Thatbestand ist ein fortgeschrittener, da die 5. Rippe keine Bündel entstehen lässt. VROLIK fand aber eine sternale Zacke vor. Nach v. BISCHOFF² reicht der Muskel aller Anthropoiden proximalwärts nicht über die 5. Rippe hinaus. Eine gleiche Annahme übernahm LECHE³. Aus allen diesen Notizen lassen der Betrachtung neue Seiten sich nicht abgewinnen.

Der normale Rectusursprung des Menschen von der 5.—7. Rippe, vom Ligam. xipho-sternale und vom Schwertfortsatze ist bekannt und von den Autoren allgemein angenommen. Die Durchsicht französischer, englischer und deutscher Lehrbücher bringt uns mit sehr gleichlautenden, mehr oder weniger genauen Angaben in Beziehung. Es bürgerte sich bei neu zu beschreibenden thierischen Verhältnissen sogar die Gepflogenheit ein, dieselben durch die Bemerkung »gerade wie beim Menschen« zu charakterisiren. Über die Varietäten am Muskel dürfte dennoch ein Wort am Platze sein.

Als atavistische Varietäten hebe ich zunächst diejenigen hervor, bei denen der Muskel von höher proximal gelegenen Rippen, von der 4., 3. oder von der 2. Rippe entspringt. Fälle hierfür wurden bereits an entsprechenden Stellen hervorgehoben. Ein abnormer Ursprung von der 4. Rippe wird am häufigsten beobachtet. Dies ist verständlich, da ein solcher bei Hylobatiden oft, beim Chimpanse und Gorilla (DENIKER, eigene Beobachtungen) nicht selten zur Wahrnehmung kommt und als atavistische Varietät desshalb »verhältnismäßig« nicht weit in die Stammesgeschichte zurückweist. Eine zweite Form atavistischer Varietäten tritt uns in den Ursprungsbündeln von der 5. Rippe entgegen, welche man eben so wie die von der 4. Rippe nicht selten beobachten kann. Ich fand den Ursprung von der 5. Rippe bei einem 15 cm (vom Scheitel zum Steiß gemessen) langen Embryo; auf der Tafelfigur 13 ist dies Verhalten bei einem vier Monate alten Kinde erkennbar. In beiden Fällen besteht eine 5. Sternalrippe. Ein primitives Verhalten am Skelette paart sich hier also mit einem solchen am Muskel. Die Muskelzacke von der 5. Rippe

¹ Recherches d'anatomie comparée sur le Chimpanse. Amsterdam 1841. pag. 18.

² l. c. pag. 223, 286—287. — b) Beiträge zur Anatomie des Gorilla. Abhandlungen der k. bayer. Akademie der Wiss. II. Kl. Bd. XIII. III. Abth. pag. 10.

³ BRONN's Klassen und Ordnungen des Thierreichs. Bd. VI. V. Abth. Leipzig und Heidelberg 1892. pag. 787.

sah ich zweimal bewahrt, trotzdem die Rippe die Sternalnatur aufgegeben hatte und unweit des Brustbeines endigte. Die Veränderung am Skelet scheint demnach diejenige am Muskel einzuleiten. Bei den Hylobatiden war ein Gleiches deutlich zu ersehen. Es gilt diese Annahme in gleicher Weise für die Prosimier wie für die Primaten.

Die beiden genannten Formen atavistischer oder Rückschlagsvarietäten am Muskel des Menschen tragen sehr wahrscheinlich auch einen embryonalen Charakter. Der strengere Nachweis hierfür wird jedoch noch geliefert werden müssen. Die Varietäten gehören, wenn die Annahme richtig ist, in den Kreis der Hemmungsbildungen.

Andere Varietäten am menschlichen *M. rect. thoracico-abdomin.* sind in eine ganz andere Abtheilung zu bringen. Da sie bisher nur beim Menschen wahrgenommen worden sind und jenseits jenes Rahmens sich befinden, in welchem die große Fülle aller bekannt gewordenen Thatsachen eingereiht sind, so bezeichne ich sie als progressive oder fortschreitende Varietäten. Die bedeutsamste Form unter ihnen umschließt diejenigen Fälle, in welchen der Muskel seinen distalwärts gerichteten Rückzug über die 5. Rippe fortgesetzt hat und seine proximalst gelegene Zacke nunmehr von der 6. Rippe bezieht. Die Tafelfigur 12 führt einen Fall dieser Art vor. Die primitive Zacke von der 8. Rippe hat sich erhalten. Wollte man das Zusammentreffen jenes atavistischen und dieses progressiven Zustandes an einem und demselben Objekte so deuten, dass beide sich gegenseitig bedingten, so wäre dagegen einzuwenden, dass der progressive Zustand meist zu fehlen pflegte, wenn die 8. Sternalrippe dem Rectus tributär geblieben war. Es wird nicht übersehen werden dürfen, dass der allmähliche distale Rückzug des Muskels in der ganzen Primatenreihe unzweifelhaft unter dem Einflusse der sich entfaltenden *Mm. pectorales*, dass die Rückbildung der 8. Rippenzacke aber unter demjenigen der Umformung des Thorax stehe. Es darf jedoch zugegeben werden, dass der Muskel beim Persistiren einer 8. Sternalrippe das Ursprungsfeld an der 5. Rippe leichter als bei normalen Skeletverhältnissen wird aufgeben können.

Diese Zeilen mögen zeigen, dass selbst in scheinbar abgethanenen Dingen der menschlichen Anatomie Wichtiges noch festzustellen bleibt.

Noch eine andere Art progressiver Veränderungen scheint sich beim Menschen einzuleiten. Ich denke dabei an diejenigen Fälle, in denen die laterale Ursprungsportion nicht, wie es sonst bei Primaten der Fall ist, den proximalen Muskelabschnitt bildet, sondern weiter distalwärts liegt als mediale Abschnitte. Die Textfigur 11 zeigt die

proximale Höhe des Ursprunges am proximalen Rande der 5. Rippe. Diese Stelle liegt etwa in der Mitte der ganzen Ursprungslinie. Der laterale Randtheil ist um ein ganzes Segment weiter distalwärts gerückt; er liegt am proximalen Rande der 6. Rippe. Die Grenzlinie erhält dadurch eine Konvexität dem Kopfe zu.

Wenn es erlaubt ist, den Thatbestand der Tafelfigur 14 mit demjenigen der Tafelfigur 12 in einem engeren genetischen Verlande sich vorzustellen, so ist es wahrscheinlich, dass der Muskel innerhalb jener progressiven Umwandlungen die 5. Rippe zuerst am lateralen Rande und erst später mit medialen Abschnitten verlassen habe. Es wäre dies um so auffallender, als der *M. rectus* in der ganzen Primatenreihe bis zum Menschen hin die distale Verlagerung stets sternalwärts, also im umgekehrten Sinne einging.

Durch TH. H. HUXLEY's Zeugnisse für die Stellung des Menschen in der Natur wurde das Bestreben einer Abschätzung menschlicher Organisationen mit denen der Thiere neu angefacht. BISCHOFF, welcher, wie viele Andere, mit den Anschauungen jenes hochangesehenen englischen Forschers sich nicht einverstanden erklären konnte, musste doch zugeben, dass der Unterschied der Anthropoiden vom Menschen im Ursprunge des *Mus. rectus* geringer wäre als der der Anthropoiden von den übrigen Affen.

Wir erkennen in den vorgeführten Thatsachen die stringenten Beweise für einen kontinuierlichen Entwicklungsgang, welcher beim Menschen die Zeichen größter Umformung hinterließ, aber selbst bei ihm noch keinen Abschluss gefunden hat. Die »progressiven« Varietäten sprechen dafür, da sie in Zuständen sich entgegenstellen, welche in die Primatenreihe als normale sich nirgends eingestellt haben, sondern am Ende des fortschreitenden Entwicklungsprocesses stehend als neue Versuche gelten müssen, Umformungen in einer alten Bahn weiter zu treiben. Es ist begreiflich, dass solche progressive Varietäten beim Menschen das Interesse des Morphologen mehr und mehr in Anspruch nehmen werden. — Die am Ursprunge des *M. rectus* der Primaten erkennbaren Veränderungen vollziehen sich unter sichtbarer gegenseitiger Beeinflussung der Umgestaltungen am Thorax. Dabei ist es aber z. B. nicht zu entscheiden, in wie fern eine direkte Abhängigkeit distaler Ursprungsverhältnisse mit der Verminderung sternaler Rippen vorliegt. Es besteht ein Zusammenreffen Beider. In dem Sinne darf man die Geschichte des Ursprunges des Muskels wohl als Zeugnis für Umbildungen von Metameren am

Rumpfe heranziehen, Zeugnisse für eine metamere Verkürzung des Rumpfes indessen liegen hier nicht vor.

Verlauf und Insertion des Muskels bei den Primaten waren für mich nicht der Ausgangspunkt für Beobachtungen, aus denen neue Betrachtungen sich ergeben hätten.

2. Metamerie des Muskels.

Diese kann in den wohlbekannten Zwischensehnen prägnanten Ausdruck finden. Da, wo dieselben zu Grunde gegangen sind, bleibt der metamere Aufbau des *Musc. rectus thoraco-abdominalis* aus der Innervation erkennbar. Letztere ist beim Studium der Muskelsegmentierung untrügerisch; während die Zwischensehnen für die Beantwortung gewichtigster Fragen der Beweiskraft oft entbehren. Immerhin bleiben die Zwischensehnen als Überbleibsel aus alter Zeit bemerkenswerthe morphologische Dinge. Sie haben bei allen Primaten den innigen Zusammenhang mit den Inscriptionen im *Musc. obliquus externus* eingeüßt. Diese Erscheinung blieb bei anderen Säugethierabtheilungen bewahrt und ist von mir bei Halbaffen, von O. SEYDEL¹ bei anderen Formen beobachtet worden.

Mit dem Verschwinden des primitiven Zusammenhanges der Zwischensehnen im *Musc. rectus* und im *M. obliq. ext.* geht ein Merkmal für die Bestimmung verloren, zu welchem Körpersegmente dieses oder jenes intertendinöse Stück des *M. rectus thor.-abdom.* gehöre; denn aus dem Verbande gelöst vermögen die Inscriptiones tendineae des letzteren hochgradig sich zu verschieben und auf diese Weise falsche Vorstellungen von ihrer ursprünglichen Lage und Zugehörigkeit zu Nachbarorganen zu erwecken. Dem Verluste gegenseitigen genetischen Verbandes folgt das Aufgeben der Existenz von Zwischensehnen im *Rectus* oft auf dem Fuße nach. Ist aber auch nur eine Zwischensehne im Muskel vollständig ausgefallen, so vermögen wir aus den bestehen gebliebenen allein niemals mehr die segmentale Gliederung des Muskels genau zu erkennen. Die Zwischensehnen der Primaten für sich können daher keinen Aufschluss mehr geben über Fragen, welche unsere fortschreitende Erkenntnis vom einheitlichen Wandel, welcher den Muskel und den ganzen

¹ Über die Zwischensehnen und die Metamerie des *M. obliq. ext. thor.-abdom.* bei den Säugethieren. *Morphol. Jahrbuch.* Bd. XVIII.

Rumpf ergriffen hat, betreffen. Dies ist um so weniger der Fall, als die Zahl der Zwischensehnen bei höher entwickelten Formen mehr und mehr abnimmt, indem die Gebilde sowohl an Endabschnitten als auch in der Continuität des Muskels zu Grunde gehen. Wohl bleibt dabei im Allgemeinen der Satz bewahrt, dass ein Muskel mit vielen Inscriptionen sich primitiver verhalte als derjenige mit wenigeren (vgl. GEGENBAUR, l. c.), in welchem Sinne auch die bekannt gewordenen individuellen Varietäten zu beurtheilen sind. Größere Umformungen werden am Muskel durch Vorgänge bedingt, welche den ganzen Rumpf beherrschen; sie wirken auch auf die Zwischensehnen zurück und erzeugen an ihnen eigenartige Zustände. Sie können bei der folgenden Besprechung nicht außer Acht gelassen werden. Für tiefer greifende morphologische Fragen ist es zunächst von sehr untergeordnetem Werthe, zu wissen, wie viele Zwischensehnen überhaupt und wie viele oberhalb oder unterhalb des Nabels vorhanden sind. Fehlt die Bestimmung der Homologien der Zwischensehnen durch die Innervation, so erhebt sich der Werth der Angaben nicht über den von allgemeinen Beziehungen und von topographischen Bestimmungen, da es sich zeigen lässt, dass die Lage der Zwischensehnen zum Nabel keinerlei Aufschluss über deren Homologie zu geben vermag. Hiernit ist unser Urtheil über den Werth der vielen gewissenhaften Angaben der Autoren über die Lagebestimmung der Rectusinscriptionen zum Nabel abgegeben.

Das Verhalten der Zwischensehnen erhält höhere Bedeutung erst durch gleichzeitiges Bekanntwerden mit der Innervation des Muskels. Dabei gewährt die Kenntniss der Innervation für sich allein schon einen Einblick in bedeutsame Verschiedenheiten des Muskels bei den einzelnen Organismen. Die Werthigkeiten der Zwischensehnen und der Nerven des *M. rectus* sind für die Lösung tiefer greifender Fragen sehr verschiedenartige. Werden die Zwischensehnen und die Innervationsverhältnisse gleichzeitig in Betracht gezogen, so verleihen sie sich gegenseitig Bedeutung, wobei erstere allerdings am meisten gewinnen.

Eine Reihe auf einander folgender thoraco-lumbaler Spinalnerven entsendet ventrale Zweige zum Muskel, welcher dadurch zum Thorax, sowie zum Abdomen gehörig sich erweist. Die Metamerie des *M. rectus* findet den schärfsten Ausdruck dann, wenn die von je einem Spinalnerven versehenen Muskelabschnitte durch Zwischensehnen regelrecht von einander abgeschieden sind. Dieser Zustand erhielt sich allenthalben an gewissen Strecken des Muskels der Halbaffen,

bei den primitiven Formen jedoch in größerer Ausdehnung als bei den specialisirteren. Bei den Primaten finden wir ein gleiches Verhalten. Die niederen unter ihnen zeigen die Koincidenz der ursprünglichen Lage der Inscriptionen zu den Muskelsegmenten über größere Strecken verbreitet als die höchst stehenden Primaten. Hierin äußert sich das Princip konvergenter Umwandlung bei Prosimiern und Primaten, auf welches andererseits hingewiesen worden ist.

Um diese Bemerkungen mit Thatsachen zu belegen, sei zunächst das Erhaltenbleiben der gegenseitigen ursprünglichen Lagerung von Zwischensehnen zu den von je einem Spinalnerven versorgten Rectusabschnitte besprochen. Die Litteratur lässt uns bei der Lösung dieser Frage ganz im Stiche.

a) Unter primitiver Anordnung der Zwischensehnen

dürfen wir hier nur denjenigen Zustand verstehen, in welchem zwei Sehnen ein Segment des *Musc. rectus* scharf abgrenzen, zu welchem Zweige nur von einem einzigen Spinalnerven gelangen. Primitive derartige Zwischensehnen müssen daher quer den ganzen Muskel durchziehen und in der serialen Continuität sich mindestens in der Zweizahl erhalten haben. Wir gewinnen durch die Kenntnis der Innervation des Muskels zugleich eine so präzise Bezeichnung für die in Betracht kommenden Zustände, dass wir der mühsamen Beschreibungen sowohl durch den Hinweis auf die Figuren als auch durch die Möglichkeit zur Aufstellung einer Alles erläuternden Tabelle enthoben werden. In folgender Tabelle findet man denn auch jene primitiven Rectussegmente bezeichnet; sie tragen eine demjenigen thoraco-lumbalen Spinalnerven entsprechende Zahl, dessen Äste zu dem Segmente verfolgt worden sind; und zwar sind nur diejenigen thoraco-lumbalen Segmente angegeben, welche je von zwei Zwischensehnen primitiver Natur begrenzt sind. Diejenigen Rectusabschnitte jedoch, deren Begrenzung durch an Zwischensehnen stattgehabte Reduktionen aufgehört hat, prägnant zu sein, aber dennoch wahrnehmbar ist, findet man eingeklammert angeführt. Derartige Zwischensehnen mit Rückbildungserscheinungen treten ausnahmslos am proximalen oder distalen Ende einer zusammenhängenden Reihe primitiver Gebilde auf. Nach dem Gesichtspunkte, dass ein Muskel um so primitiver sich verhalte, je mehr oben bezeichnete Segmente

er besitzt, ist die Tabelle, so weit es, ohne verwandte Formen von einander zu trennen, möglich gewesen ist, geordnet.

	Angabe derjenigen thoraco-lumbalen Segmente des <i>Musc. rectus</i> , welche durch primitiv sich verhaltende Zwischensehnen vollständig begrenzt blieben.	Anzahl unveränderter Segmente im Muskel	Man vergleiche die Figuren:
<i>Semnopithecus leucoprymn.</i>	(5.) 6. 7. 8. 9. 10. 11. 12. (13.)	7	Tafelfig. 4
- <i>nasutus</i> ¹	7. 8. 9. 10. ? ?	4 (?)	Textfig. 1
<i>Inuus nemestrinus</i>	8. 9. 10. 11. 12. 13.	6	Tafelfig. 1
<i>Cercopithecus sinicus</i>	8. 9. 10. 11. 12. (13.)	5	- 5
<i>Cynocephalus sphinx</i>	6. 8. 9. 10. 11. (12.)	5	- 7
- <i>mormon</i>	8. 9. 10. 11. 12.	5	- 8
- - 2	? ← 13.	?	- 6
<i>Ateles paniscus</i>	(11.)(12.)	0	- 9
<i>Hylobates syndactylus</i>	8. 9. 10. 11.	4	- 14
- <i>lar</i>	(9.) 10. 11.	2	- 13
- <i>leuciscus</i>	9. 10. (11.)	2	- 15
- <i>agilis</i>	(8.) 9. (12.)	1	- 16
<i>Troglodytes Gorilla</i>	7. 8. 9. 10. 11.	5	Textfig. 6
- -	8. 9. 10. 11. 12.	5	Tafelfig. 10
- <i>niger</i>	8. 9. 10. (11.)	3	- 11
- -	(8.) 9. 10. 11.	3	Textfig. 4
- -	8. 9. 10.	3	- 5
<i>Simia satyrus</i>	8. 9. 10. (11.)	3	- 7
<i>Mensch</i>	(7.) 8. 9. (10.)	2	Tafelfig. 14
- 4 Monate alt	8. 9.	2	- 13
- -	8. 9.	2	Textfig. 10
- 9 Monate alt	8. (9.)	1	- 11
- 7 Tage alt	(8.)(9.)(10.)	0	Tafelfig. 12

des Aufsatzes:
Rumpf der Hylobatiden

Zunächst ist aus der Tabelle ersichtlich, dass die Veränderungen an den Zwischensehnen in der Primatenreihe nicht in kontinuierlicher Weiterfolge geschieht; denn bei niederen Formen (*Ateles*) liegen zuweilen weit fortgeschrittenere Zustände vor als beim Menschen, und andererseits sind die Schwankungen innerhalb eines Genus (*Hyloba-*

¹ Das distale Stück des *M. rectus* war verletzt und wurde in seiner Zusammensetzung nicht genau kennen gelernt.

² Es wurde nur der Endabschnitt des Muskels berücksichtigt.

tiden) oder innerhalb der Sippe der Anthropoiden so groß, dass indifferente Zustände bei ihnen an diejenigen niederer Affen und differente an diejenigen des Menschen anklingen. Ein mächtiges Schwanken ist unverkennbar. Trotzdem ist aber beim Überblicken der ganzen Reihe die Erscheinung kaum zu übersehen, dass allmählich bis zum Menschen hin eine ganz gewaltige Umwandlung sich vollzogen hat. Bei den niederen Affen, mit Ausnahme von *Ateles* bestehen 7—5 ganz unbeschadete Rectussegmente, bei den Hylobatiden 4—1, bei den Anthropoiden 5—3 und beim Menschen 2—0. Diese Segmente liegen nur mit einer Ausnahme (*Cynoceph. sphinx*) stets unmittelbar hinter einander und nehmen dabei den Mitteltheil der Muskelplatte ein. Mithin ergibt sich bereits hier, dass die Veränderungen das Mittelstück des *M. rectus* am spätesten erreichen.

Man wird vorsichtig sein müssen, aus einer einzelnen Thatsache allzu weitgehende Schlüsse zu ziehen, da wir uns erst im Beginne einschlägiger Forschung befinden und der Einzelwerth dem zufolge nicht genau abzuwägen ist. Das Verhalten bei *Ateles* z. B. wäre vorläufig vorsichtig zu interpretiren. Es verdient in anderer Hinsicht aber hervorgehoben zu werden, dass schöne Resultate beim Überblicken des vorgeführten spärlichen Materials sich in Aussicht stellen. Zu solchen Ergebnissen rechne ich das, dass der Muskel der Hylobatiden viel mehr als bei den drei Anthropoiden sich verändert hat, dass z. B. zwei Exemplare von Gorilla einen engeren Anschluss an tief stehende Affen zeigen als das ursprünglichste Verhalten bei Hylobatiden, welches *Syndactylus* vergegenwärtigt.

Werden die in Klammern aufgeführten Rectussegmente mit in Rechnung gebracht, so verschieben sich jene Ergebnisse nicht erheblich.

Was die Anzahl unveränderter Rectussegmente bei den Halbaffen angeht, so finde ich bei *Nycticebus tardigradus* (l. c. Fig. 14) 7, bei *Lemur*, *Galago* und *Avahis* 4, bei *Peridicticus* 3, bei *Chiromys* und *Tarsius* keine. Der Muskel der Prosimier hat, wie man ersieht, in einem seiner primitiven Merkmale gleich große Veränderungen erlitten, als dies in der ganzen Primatenreihe der Fall ist. *Tarsius* und *Chiromys* schließen sich in dieser Hinsicht am engsten an den Menschen an. Es liegt hier wieder eine jener auffallenden Konvergenzerscheinungen zwischen Primaten und Prosimiern vor, welche unser Interesse beanspruchen.

Aus der tabellarischen Übersicht über die Zahl unveränderter Rectussegmente sind Zeugnisse wohl für die metamere Umbildung

am Rumpfe, aber nicht für eine metamere Rückbildung derselben zu entnehmen.

b) Anzahl der vorhandenen Zwischensehnen.

Die Zahl bestehen gebliebener vollständiger Zwischensehnen, sowie der Reste von ihnen sagt über die jeweilige Stufe der Umwandlung des Muskels ohne Frage etwas aus. Die Beobachtungen müssen zuverlässige sein, werden aber oftmals durch Zerklüftungen einer Sehne in mehrere erschwert. Zuweilen sind die Zwischensehnen sehr schwierig wahrzunehmen, so dass die Kontrolle dort durch die Innervation, hier durch die sorgsamste Untersuchung einzutreten hat. Dass die Autoren sicher Bestandenes übersahen, wurde bei der Besprechung der Zustände bei Prosimiern erwähnt¹. Entstandenes Misstrauen gegen entsprechende Mittheilungen über Primaten kann auch hier nicht unterdrückt werden.

Aus einer natürlich geordneten tabellarischen Übersicht können wir die wichtigsten Ergebnisse ablesen. Man erkennt aus der Tabelle ohne Weiteres die Lage der Zwischensehnen zwischen den einzelnen thoraco-lumbalen Rectussegmenten. Die Gesamtzahl der Sehnen findet man angegeben. Auch stellte ich der Autoren Angaben über die von mir untersuchten Formen zusammen. Aus ihnen geht die oft bestehende große Differenz mit eigenen Befunden hervor.

Die auf der Tabelle pag. 395 angegebenen Figuren mögen als Beleg für die Tabellenangaben dienen.

Da, wo das die Inscriptionen andeutende Kreuz mit einem Fragezeichen versehen worden ist, ist die Abgrenzung der Segmente durch die betreffende Zwischensehne keine ganz scharfe mehr.

Die Tabelle lehrt, dass die Gesamtzahl der Inscriptionen in dem gleichen Tempo, welches wir bei der Abnahme der Anzahl primitiver Rectussegmente kennen lernten, bis zum Menschen hin abnimmt, bei welchem aber eine sehr große Schwankung besteht. Das Tempo ist auch hier kein ganz gleichmäßiges, da z. B. Ateles differenter sich verhält als die indifferenten Individuen von Hylobates. Anthropoiden und Mensch, da fernerhin die Anthropoiden mit Gorilla nicht an die diesbezüglich höher differenzirten Hylobatiden, sondern an indifferentere Formen (etwa Cynocephalus) anknüpfen.

¹ Verkürzungsprocess am Rumpfe von Halbaffen. pag. 261.

Nach den Zahlverhältnissen der Zwischensehnen können die Anthropoiden aus Formen, wie sie in den Hylobatiden erhalten sind, direkt weiter entwickelt nicht ausgegeben werden.

Ateles nimmt gegenüber den niederen Catarrhinen eine Eigenstellung ein. *Cebus* mit vier (MECKEL) und *Myeetes fuscus* mit vier Zwischensehnen (SANTA SIRENA, l. c. pag. 31) stimmen mit *Ateles* überein.

Fig. 4.



Musculus rectus eines *Trogodytes niger* ♀ (Hdbg.). 1 : 3.

Fig. 5.



Musculus rectus thoraco-abdominalis eines *Trogodytes niger* ♂ (Amst.). 1 : 3.

Es unterliegt keinerlei Schwierigkeiten, die menschlichen Befunde mit denen der Anthropomorphen in nähere Beziehung zu bringen.

Aus der Tabelle ist die Thatsache entnehmbar, dass die Zwischensehnen in der Regel die seriale Kontinuität im Muskel bewahren. Wohl bestehen hiervon Ausnahmen; sie sind jedoch untergeordneter Natur. Bei *Inuus*, *Cercopith. sinic.*, *Cynoceph. sphinx* et *mormon*, sowie einmal beim Menschen ist je die Sehne zwischen dem 6. und 7. Segmente ausgefallen, und nur bei *Ateles* gingen Sehnen zwischen dem 7. und 8., 8. und 9., 9. und 10. Rectusseg-

mente zu Grunde. Das häufigere Schwinden der Zwischensehne zwischen 6. und 7. fällt mit den regen Veränderungen an den letzten sternalen Rippen und am Proc. ensiform. zusammen. Für Prosimier galt Analoges.

Die weitest proximale und distale Ausdehnung der Zwischensehnen im Muskel ward bei *Semnopithecus* angetroffen. Die Zwischensehnen erscheinen als Grenzmarken zwischen dem 4. bis zum 14. thoraco-lumbalen Muskelsegmente.

Die Reduktion von Zwischensehnen erfolgt gleichzeitig und ziemlich gleichartig am proximalen und distalen Muskelabschnitte; diese Gleichartigkeit erscheint bei den enger zusammengehörigen Formen wieder für sich ausgesprochen. So sehen wir in dieser Beziehung *Cercopithecus*, *Cynocephalus sphinx* und *mormon* unter sich, je die *Hylobatiden* und die *Anthropoiden* unter sich fester an einander geschlossen. Beim Menschen tritt eine größere Variationsbreite auf, indem die wechselweise in der Fünffzahl auftauchenden Sehnen Beziehungen zum 5. bis zum 12., also zu acht Muskelsegmenten bewahren. Zu acht Segmenten bewahren aber bei den *Anthropoiden* sechs Sehnen ihre Beziehungen; indessen die in der Fünffzahl bei *Hylobatiden* auftauchenden Gebilde nur zu sechs Segmenten in enger Beziehung bestehen bleiben.

Wir treffen die größte Rückbildung von proximalen Inscriptionen bei den *Hylobatiden* (*lar*, *leuciscus*) an; bei ihnen sind vier derartige Gebilde ausgefallen. Die erste vorhandene Sehne begrenzt das 8. Segment. Die größte Zahlrückbildung distaler Inscriptionen erfolgte beim Menschen (9 Monate altes Mädchen, 15 cm langen Embryo). Also nur in Bezug auf die Reduktion distaler Elemente steht der Mensch am Ende des hier berührten Umwandlungsprocesses.

Beim Überblicken der ganzen Reihe erkennen wir, dass, wenn wir von *Ateles* absehen, nur zwei Zwischensehnen, die Sehne zwischen dem 8. und 9. und die zwischen 9. und 10. Rectussegmente bei den Primaten niemals vollständig eliminiert worden sind. Man möchte sie die Stamthalter unter den Zwischensehnen der Primaten nennen, wenn es nicht wahrscheinlich wäre, dass neue Beobachtungen auch diesen festeren Pfeilern in der uralten Segmentation jenes würdige Prädikat entziehen könnten. Auf der Textfigur 11 z. B. ist nämlich bereits zu sehen, dass die Sehne zwischen 9. und 10. Segment ihre mediale Hälfte eingebüßt hat, dass Gleiches für die Sehne zwischen 8. und 9. Segment bei *Hylobates lar* (l. c. Fig. 13) zutrifft. Diese beiden, sonst bei den Primaten sich so lange erhaltenden Stamm-

glieder unter den Zwischensehnen, welche die Segmentation des Muskels zum Ausdruck bringen, sind nur bei *Ateles* thatsächlich ausgestorben. Demgemäß dürfen wir ihnen ja keinen gar zu großen, keinen Ausnahmewerth zusprechen, was mit unserer ganzen Auffassung von den Veränderungen am Rumpfe sich auch nicht verträgt. Es bleibt indessen unbestreitbar, dass jene zwei Zwischensehnen der Muskelstrecke zugehören, welche sich am längsten unverändert erhält.

c) Lagerung der Zwischensehnen zum Nabel.

Die Anzahl Zwischensehnen, welche proximal-, sowie distalwärts vom Nabel anzutreffen ist, muss bei den Primaten einem Wechsel unterliegen, da die Gesamtsumme der Gebilde allzu großen Schwankungen unterliegt. Die den letzteren sich hinzugesellenden individuellen Variationen vergrößern jene Unregelmäßigkeit. Während das topographische Interesse bei den Lagebestimmungen der Zwischensehnen zum Nabel bewahrt bleibt, so kann ein morphologischer sich erst erheben, wenn die Homologie der in der Nabelnähe befindlichen Sehnen bestimmt ist. Diese geschieht durch Feststellen der Innervation der Rectussegmente. Auf Grund der Innervation wird ein Vergleich der Inscriptionen zulässig. Stellt es sich heraus, dass die in Nabelhöhe liegenden Rectussegmente einander nicht homolog sind, so verliert die alleinige, nackte Lagebestimmung der Zwischensehnen zum Nabel an morphologischem Interesse. Es darf nichtsdestoweniger von vorn herein nicht ausgeschlossen werden, dass, falls jene Homologie in der Primatenreihe nicht zutrifft, eine morphologische Bedeutung an einzelne Familien oder Gattungen sich knüpfe. Die Beantwortung der Fragen entnehmen wir aus den tabellarisch geordneten eigenen Beobachtungen. Ich bestimmte in der Tabelle die Lage des Nabels zu den Segmenten des Rectus und fügte einige bei Prosimiern gemachte, aber früher unverwerthet gebliebene Beobachtungen hinzu.

	Lagerung des Nabels in der Höhe der folgenden thoraco-lum- balen Segmente des Musc. rectus:
<i>Peridicticus Potto</i>	proximal 15.
<i>Nycticebus tardigradus</i>	zwischen 15. und 14.
<i>Galago senegalensis</i>	prox. Drittel 12.
<i>Avahis laniger</i>	proximal 10.
<i>Ateles paniscus</i>	Mitte 12.
<i>Inuus nemestrinus</i>	Mitte 11.
<i>Cercopithecus sinicus</i>	prox. Drittel 11.
<i>Cynocephalus sphinx</i>	prox. Drittel 11.
<i>Cynocephalus mormon</i>	zwischen 11. und 10.
<i>Semnopithecus leucopr.</i>	Mitte 10.
<i>Hylobates lar</i>	proximal 12.
<i>Hylobates leuciscus</i>	proximal 11.
<i>Hylobates syndactylus</i>	Mitte 10.
<i>Troglodytes Gorilla</i> ♀	Mitte 11.
<i>Troglodytes niger</i> (Hdbg.)	proximal 11.
<i>Troglodytes niger</i>	zwischen 11. und 10.
<i>Troglodytes niger</i>	Mitte 10.
<i>Simia satyrus</i>	zwischen 11. und 10.
Mensch, 7 Tage alt	zwischen 11. und 10.
15 cm lang, Fötus	10.
5 Tage alt	zwischen 10. und 9.
4 Monate alt	9.
9 Monate alt	proximal 9.

Nachstehende Textfigur gewährt einen raschen Überblick über die Variationsbreite im Höhenstande des Nabels bei Halbaffen, niederen Affen, Hylobatiden, Anthropoiden und beim Menschen.

Bei den Halbaffen schwankt die Lage zwischen dem 15. und dem 10. Segmente des M. rectus thor.-abdom. Sechs verschiedene Zwischensehnen können also bei dieser oder jener Form in Nabelhöhe angetroffen werden. Hieraus geht die Inkorrektheit einer Bestimmung der Zwischensehnen nach dem Umbilicus deutlich hervor.

Die Höhenlage des Nabels schwankt bei niederen Affen, so

weit es zu übersehen ist, zwischen dem 12. bis 10. Rectussegmente. Die Schwankungen sind bei Hylobatiden nur um einen geringen Bruchtheil der Ausdehnung des 12. Segmentes vermindert. Die Anthropoiden lassen noch größere Konstanz in die Erscheinung treten, indem der Nabel seine Lage bei ihnen zwischen den mittleren Höhen des 11. bis 10. Rectussegmentes einnimmt. Die Schwankungen in der Lage des Nabels nehmen beim Menschen wieder zu, indem der Nabel einerseits an der Grenze vom 11. und 10., andererseits im proximalen Abschnitte des 9. Segmentes gelegen sein kann. Selbst die wenigen von mir angestellten Beobachtungen lehren, dass

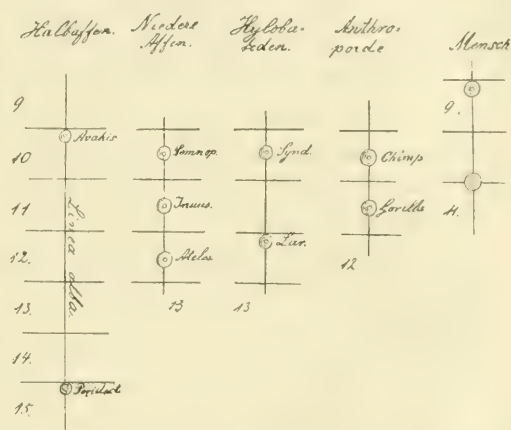
drei ganz heterogene Zwischensehnen beim Menschen in Nabelhöhe sich befinden können. Die Annahme ist daher nicht grundlos, dass die Autoren bisher in einer nicht Alles erschließenden Weise den Nabel zum Anhaltspunkte ihrer Angaben über Zwischensehnen erwählt haben.

Was für Prosimier und für den Menschen gilt, gewinnt für die anderen Formen gleiches Recht, selbst für die Anthropoiden, bei denen die konstantesten Zustände vorliegen. Auch bei ihnen können immer noch zwei ganz verschiedene Zwischensehnen unmittelbar oberhalb oder unterhalb des Umbilicus gefunden werden.

Die Thatsachen, welche die gegenseitige Lagebeziehung zwischen Nabel und den Segmenten des Musc. rectus betreffen, eröffnen eine weitere Perspektive, sobald wir sie in Anwendung auf den Verkürzungsprocess des Rumpfes bei Prosimiern und Primaten bringen.

Bei *Nycticebus* und *Peridicticus* befindet sich der Nabel im Bereiche des 15. und 14. thoraco-lumbalen Segmentes; bei allen anderen Formen ist der Nabel weiter proximalwärts verschoben. Er kann diese Verschiebung bis zum proximalen Abschnitte des 9. Rectus-

Fig. 6.



Schema für die nach den Segmenten des Musculus rectus bestimmte Höhenlage des Nabels bei den Prosimiern und Primaten.

segmentes fortsetzen. Diese äußerste Etappe finde ich beim Menschen. Zwischen den extremen Lagen bei *Nycticebus* und beim Menschen sind alle denkbaren Lagemöglichkeiten auch verwirklicht.

Nun lernten wir *Nycticebus* und *Peridicticus* als die primitivsten Formen unter den Prosimiern kennen. Eine Kette zwingender Gründe, welche sich den seiner Zeit von E. ROSENBERG angegebenen innigst anreihen, ließ uns das annehmen. Ich sehe diese wohlbegründete Anschauung neuerdings durch FR. KEIBEL (Archiv für Anat. und Physiol. 1891. pag. 363) in Frage gestellt. Dieser sonst so zuverlässige Forscher wird es sicherlich nicht unterlassen, die nur leicht hingeworfenen und gegen ROSENBERG gerichteten Bemerkungen gewissenhaft zu begründen und auf diese Weise die vielen neu kennen gelernten Thatsachen von einem anderen Gesichtspunkte aus zu beleuchten. Den Menschen sehen wir andererseits in Bezug auf die Umwandlung seines Rumpfes mit am Ende der Reihe stehen. Wir folgern, dass der Nabel während der Verkürzung am thoraco-lumbalen Rumpfabsnitte ganz allmählich längs der Linea alba proximalwärts sich verschob, in Bezug auf die Rectus-segmente sich in dieser Richtung verschieben musste, da, wie aus den Tabellen schon zu errathen ist, distale Rectussegmente, welche bei Prosimiern vorliegen, beim Menschen ganz ausgeschaltet worden sind. Wenn hier von einer Verschiebung des Nabels die Rede ist, so wolle man diese nur als eine Lageveränderung zu Theilen des Rectus auffassen; es ist ja nicht unwahrscheinlich, dass bei der gegenseitigen Verschiebung genannter Theile die Rectusabschnitte es sind, welche in Relation zum ganzen Körper distalwärts sich bewegen, indessen der Nabel seine ursprüngliche gegenseitige Lagebeziehung zu Körpertheilen strenger bewahrt. Wie dem auch sein möge, so können wir doch kurz von einer Verlagerung des Nabels sprechen, wenn wir dieselbe allein aus dem Verhalten zu den Rectus-segmenten uns abgeleitet denken.

Der Nabel passirt während seiner proximalwärts gehenden Verlagerung bei Prosimiern sechs Rectussegmente, bei Primaten nur drei. Bei letzteren ist daher der Process ein minder lebendiger. Das Proximalwärtsschreiten des Nabels beginnt bei Prosimiern vom 15., bei den Primaten vom 12. thoraco-lumbalen Segmente des *Musculus rectus* aus. Bei den untersuchten Affen nahm der Nabel demgemäß ständig mindestens eine um drei Segmente mehr proximal gelegene Lage ein. Bei Prosimiern, sowie bei Primaten erfolgt die proximale Verschiebung des Nabels unabhängig von einander bis zum 10. Seg-

mente. In diesem Symptome der Verkürzung am Rumpfe tritt eine neue wichtige Konvergenzerscheinung bei beiden Abtheilungen zu Tage.

Bei *Peridicticus* und *Nycticebus* befindet sich der Nabel im Bereiche des 15. und 14. thor.-lumb. Rectussegmentes. Beim Menschen kann der Nabel eine entsprechende Lage gar nicht mehr einnehmen, da ein 15. und ein 14. Segment am Rectus niemals mehr auftreten. Mit dem Verschwinden distaler Rectussegmente beim Menschen musste daher der Nabel nothwendig in das Bereich von mehr proximal gelegenen Segmenten gelangen. Proximale Verschiebung des Nabels fällt hier mit einer Rückbildung von Metamerentheilen zusammen. *Avalis* verhält sich zu *Peridicticus* ähnlich wie der Mensch zu diesem, so dass auch bei den Halbaffen die proximale Verlagerung des Nabels mit dem Zugrundegehen distaler Rectussegmente korrespondirt. In diesem Lichte erscheint die Vergleichung der Lage des Nabels bei Primaten als ein deutliches Symptom für die metamere Verkürzung der ventralen Muskelrumpfwand.

Eben so wie aus den Ursprungsvarietäten des *Musc. rectus* beim Menschen derartige sich hervorheben, welche desshalb, weil sie an der Endstation des kontinuierlichen Umwandlungsprocesses sich rüstig weiter regen und einstellen, als progressive bezeichnet worden sind, so dürfen wir auch alle Lagerungsbefunde, welche den Nabel in einer abnorm proximalen Lage, in der Höhe mit dem 9. Segmente zeigen, als allein beim Menschen auftretende, als progressive Schwankungen beurtheilen. Dass der Process beim Menschen einen Abschluss noch nicht gefunden hat, ist sehr wahrscheinlich. Der Phantasie über ein zukünftiges Verhalten bleibt Thür und Thor geöffnet!

Die Zwischensehnen können einer völligen Rückbildung anheimfallen. Dies Schicksal ergreift meist die Gebilde der Endabschnitte des Muskels. Der Vorgang ist ein gleicher wie bei Prosimiern; er ist ausführlicher für die *Hylobatiden*¹ geschildert worden, so dass wir hier einer genaueren Darstellung überhoben sind, da neue Gesichtspunkte aus ihr kaum zu gewinnen seien.

Als auffallende Erscheinung mag noch die große Höhenausdehnung der schön entwickelten Zwischensehnen bei den Anthropoiden genannt werden. Die Auszackungen und die Unterbrechungen in der Kontinuität der Sehnen sind äußerst mannigfaltig.

Der quere Verlauf der Zwischensehnen ist, wie die Figuren

¹ l. c. pag. 381.

erläutern, im Ganzen bei den Primaten gut bewahrt geblieben. Bei *Semnopithecus*, *Inuus* und *Ateles* trifft man eine leichte Schrägstellung der Zwischensehnen an, welche entgegengesetzt gerichtet sein kann.

Zu einer völligen Vereinigung der serialen Gebilde, zur Einmündung der einen Zwischensehne in eine andere kommt es bei den Primaten nur selten. Im proximalen Gebiete fand jene Veränderung auf Tafelfigur 14, im distalen Rectusabschnitte auf Tafelfigur 1 statt. Einleitungen hierzu weisen die Tafelfiguren 4 (proximal) und 7 (distal) auf. Auch die Hylobatiden ließen Ähnliches erkennen.

Durch die allenthalben erkennbar gewordenen Rückbildungen von Zwischensehnen verliert die Anzahl bestehen gebliebener ihre Stimme bei der Aburtheilung über den Gehalt des Muskels an Segmenten. Stets sind deren natürlich mehr vorhanden als *Inscript. tendineae* den *M. rectus* durchsetzen.

d) Die Innervation

des Gesamtmuskels nimmt bei der Beantwortung vieler Fragen eine hohe Rangstufe ein.

Senkt eine Zwischensehne in eine benachbarte sich ein, so muss ein Theil des von ihnen begrenzten Muskelsegmentes verschwunden sein. Ist eine Sehne in mehrere Stücke gespalten oder ist dieselbe um ein laterales oder mediales Stück verkürzt worden, so werden Bündel benachbarter Muskelsegmente an den Stellen der Sehnenreduktionen unmittelbar zusammenhängen müssen. Muskelsegmente verschmelzen auf das innigste mit einander, sobald die Zwischensehne in ganzer Ausdehnung verschwunden ist. Die Konfluenz solcher Segmente ist aus den sich erhaltenden Beziehungen zu den metameren Spinalnerven allein zu erschließen. Die Anzahl der zu einem einheitlich gewordenen Abschnitte des Rectus gelangenden Spinalnerven verräth die Summe verschmolzener Segmente. Diplo- und polyneure Rectusportionen, welche zugleich diplo- und polymere Gebilde sind, werden vorzüglich am proximalen und distalen Endabschnitte angetroffen.

Ventrale Äste zweier Spinalnerven gelangen zu dem proximalen, zusammengesetzten Rectusabschnitte bei den folgenden Formen:

	Angabe der thorakalen Spinalnerven, welche einen einheitlich gewor- denen Muskelabschnitt versorgen:
<i>Semnopithecus leucopr.</i>	3. 4.
<i>Semnopithecus nasutus</i>	4. 5.
<i>Cynocephalus sphinx</i>	4. 5.
<i>Inuus nemestrinus</i>	4. 5.
Gorilla (2 Exemplare)	5. 6.
Chimpanse (Textfigur 4)	5. 6.

Ventrale Äste von drei verschiedenen Spinalnerven gelangen zu dem proximalen, triplometameren Rectusabschnitte bei:

<i>Cynocephalus mormon</i>	3. 4. 5.
<i>Cercopithecus sinicus</i>	3. 4. 5.
<i>Ateles paniscus</i>	4. 5. 6.
<i>Hylobates agilis</i>	5. 6. 7.
<i>Hylobates syndactylus</i>	5. 6. 7.
<i>Hylobates lar</i>	6. 7. 8.
<i>Troglodytes niger</i> (2 Exempl.) (Textfig. 5 und Tafelfig. 11)	5. 6. 7.
<i>Simia satyrus</i>	5. 6. 7.

Vier Spinalnerven versorgen die proximalen Rectusabschnitte bei

<i>Hylobates leuciscus</i>	5. 6. 7. 8.
----------------------------	-------------

Mittlere Muskelabschnitte erhalten Äste zweier Spinalnerven bei:

<i>Inuus nemestrinus</i>	6. 7.	
<i>Cercopithecus sinicus</i>	6. 7.	
<i>Hylobates agilis</i>		10. 11.
<i>Hylobates agilis</i>		11. 12.
Gorilla (Tafelfigur 10)	7. 8.	

Mittlere Abschnitte erhalten Äste von vier Spinalnerven bei:

<i>Ateles paniscus</i>	7. 8. 9. 10.
------------------------	--------------

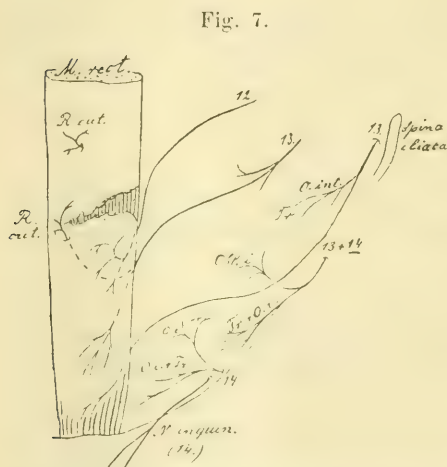
Die distalen Rectusabschnitte, welche die Insertion ans Becken vermitteln, empfangen Äste zweier Spinalnerven bei:

<i>Inuus nemestrinus</i>	15. 14.
<i>Cynocephalus sphinx</i>	14. 13.
<i>Cynocephalus mormon</i>	14. 13.
<i>Ateles paniscus</i>	14. 13.
<i>Hylobates syndactylus</i> (2 Exempl., vgl. Textfig. 7)	13. 12.
<i>Troglodytes niger</i> (Textfig. 4, Tafelfig. 11)	13. 12.
	13. 12.

Distale Abschnitte werden von drei Spinalnerven versorgt bei:

	Angabe der thorakalen Spinalnerven, welche einen einheitlich gewor- denen Muskelabschnitt versorgen:		
Cynocephalus mormon	16.	15.	14.
Hylobates lar		14.	13. 12.
Hylobates leuciscus			13. 12. 11.
Troglodytes niger			13. (?) 12. 11.

Aus diesen tabellarischen Zusammenstellungen geht aufs Neue hervor, dass die größten Veränderungen am proximalen, sowie am distalen Muskelabschnitte erfolgt sind. Der mittlere Theil ist von Umgestaltungen nicht völlig verschont, verhältnismäßig aber wenig davon berührt.



Distaler Abschnitt des Musculus rectus mit dessen Nerven bei *Hylobates syndactylus*. 2:3.

Die Rückbildungen von ganzen Segmenten des Musc. rectus sind Folgezustände des Aufgebens der Selbständigkeit derselben und stehen als solche unter dem Einflusse gleicher Ursachen. Jene Rückbildung, welche bei den Prosimiern deutlichst am proximalen und distalen Ende des Muskels hervortritt, äußert sich, wenn schon nicht mehr so deut-

lich, auch bei den Primaten. Die Zusammenstellung derjenigen Spinalnerven, welche die Endabschnitte des Muskels innerviren, lässt sofort die Größenzahl von proximal und distal rückgebildeten Segmenten erkennen. Es wird dabei aus einander zu halten sein die Anzahl von Segmenten, welche erst bei den Primaten zu Grunde gegangen sind und die Zahl von solchen, welche der Muskel bei allen Primaten bereits eingebüßt hat. Die erstere Frage lässt sich leicht entscheiden; die letztere ist nicht für beide Endabschnitte des Muskels mit gleicher Bestimmtheit zu beantworten.

	Angabe des ersten, proximal gelegenen thorakalen Spinalner- ven, welcher Äste zum M. rectus entsendet:
<i>Semnopithecus leucopr.</i>	3.
<i>Cynocephalus mormon</i>	3.
<i>Cercopithecus sinicus</i>	3.
<i>Cercopithecus radiatus</i>	3.
<i>Inuus nemestrinus</i>	4.
<i>Semnopithecus nasutus</i>	4.
<i>Cynocephalus sphinx</i>	4.
<i>Ateles paniscus</i>	4.
<i>Hylobates syndactylus</i> (juv.)	4.
<i>Hylobates agilis</i>	4.
<i>Hylobates lar</i>	5
<i>Hylobates leuciscus</i>	5
<i>Gorilla</i>	5.
<i>Gorilla</i>	5.
Chimpanse ♀	5.
Chimpanse ♂	5.
Chimpanse	5.
Orang	5.
Mensch:	
Embryo	5.
4 Monate alt	5.
9 Monate alt	5.
5 Tage alt	6.
7 Tage alt	7.
Angabe der Autoren ¹	4 (CRUVEILHIER, GEGEN- BAUR); 6 (SAPPEY, BEAU- NIS-BOUCHARD); 7 (HYRTL)

Für die eigenen Beobachtungen kann nicht mit Bestimmtheit angegeben werden, dass Äste höherer Spinalnerven für den Rectus hier oder dort nicht übersehen worden sind. Ich denke aber, dass dies nicht geschehen ist, und im Vertrauen darauf wage ich es, mit den Daten zu rechnen.

Der Muskel weist bereits im indifferentest bekannt gewordenen Zustande bei Primaten den Verlust von zwei muskulösen Segmenten auf. Bei anderen niederen Affen geht ein drittes Segment zu Grunde.

¹ Vgl. GEGENBAUR's Lehrbuch der Anatomie des Menschen. 1890. Bd. II. pag. 477. — CRUVEILHIER, Traité d'anat. descriptive. Paris 1880. pag. 628. — PH. S. SAPPEY, Traité d'anatomie descriptive. Paris 1877. Tome III. pag. 474. — BEAUNIS et BOUCHARD, Nouveaux éléments d'anat. descr. et d'embryologie. Paris 1880. pag. 666. — HYRTL, Lehrbuch der Anatomie des Menschen.

Dieser Zustand wird von den Hylobatiden übernommen, um bei ihnen bis zu demjenigen Grade weiter gefördert zu werden, welcher bei allen Anthropoiden sich findet. Dies Verhalten drückt sich in dem Fehlen der vier oberen muskulösen Segmente aus; ein gleiches stellt sich beim Menschen wieder ein und scheint hier das normale zu sein. Eine Rückbildung des 5. und des 6. Segmentes giebt sich andererseits als progressive Variation beim Menschen zu erkennen.

Mit dem normalen Befunde reiht der Mensch sich direkt an die Anthropoiden an; mit der abnormen Innervation hat der Mensch eine Sonderstellung gewonnen, welche gleichzeitig mit vorher aufgeführten Symptomen in die Erscheinung tritt.

In allen denjenigen Fällen, in welchen der *Musc. rectus* des Menschen vom 4. thorakalen Spinalnerven an versorgt wird, liegen Rückschläge zu Einrichtungen vor, welche bei Hylobatiden und niederen Affen verwirklicht sind.

Sofern Nervenäste für den Muskel der Halbaffen nicht übersehen worden sind, folgen die seiner Zeit mitgetheilten Befunde folgendermaßen: Die Muskeln bei *Lemur* und *Chiromys* empfangen Äste vom 2., bei *Galago* vom 4., bei *Nycticebus* vom 5. thorakalen Spinalnerven¹. Hiernach kann bei Prosimiern ein Muskelsegment mehr als bei Primaten erhalten sein. Es kann andererseits der Ausfall proximaler Segmente bei Halbaffen eine Höhe erreichen, welche wir bei Hylobatiden, Anthropoiden und auch beim Menschen antreffen. Mithin tritt hier wiederum eine jener auffallenden Konvergenzerscheinungen zu Tage, welche jedoch keine vollständige genannt werden kann, da der *M. rectus* der Prosimier trotz des Verlustes gleich vieler Segmente wie bei höheren Primaten doch stets den primitiven Ursprung von der 1. Rippe sich bewahrt. Es vollzogen sich bei den Halbaffen jene Umwandlungen in einfacherer Art. Eine Potenzirung von Neugestaltungen verschaffte sich bei Primaten Geltung. In beiden Abtheilungen können die vier ersten Rectussegmente als muskulöse Bestandtheile erlöschen. Die anatomische Existenz wird nur bei höheren Primaten gänzlich aufgehoben; sie erhält sich bei allen Prosimiern wie bei niedrig stehenden Affen in jener sehnigen Ursprungsplatte. Diese Ursprungssehne verschwindet nach Maßgabe einer Ausbreitung der *Mm. pectorales* über die Thoraxwandung.

Die Rückbildung von distalen Segmenten am Muskel der Pri-

¹ l. c. pag. 262.

maten erkennen wir aus der folgenden, nach der Ursprünglichkeit der Befunde geordneten Tabelle.

	Letzter, zum M. rectus abdominis ziehender thoraco-lumbaler Spinalnerv	Zahl thoraco- lumb. Wirbel
<i>Cynocephalus mormon</i>	16.	
<i>Inuus nemestrinus</i>	15.	20
<i>Cynocephalus mormon</i>	14.	20
<i>Semnopithecus leucopr.</i>	14.	19
<i>Cynocephalus sphinx</i>	14.	18
<i>Cercopithecus radiatus</i>	14.	19
<i>Cercopithecus sinicus</i>	14.	18
<i>Ateles paniscus</i>	14.	18
<i>Hylobates lar</i>	14.	18
<i>Hylobates agilis</i>	14.	18
<i>Hylobates syndactylus</i> (juv.)	14.	17
<i>Hylobates syndactylus</i>	13.	18
<i>Hylobates leuciscus</i>	13.	18
<i>Gorilla</i>	14.	18
<i>Chimpanse</i> ♀	13.	17
<i>Chimpanse</i>	13.	17
<i>Chimpanse</i> ♂ (Amst.)	13. (?)	16
<i>Gorilla</i> ♀	12.	16
<i>Orang</i>	12.	16
<i>Mensch</i>	13.	17
<i>Mensch</i>	12.	17

Cynocephalus mormon leitet die Tabelle ein, der Mensch mit seinen variablen Zuständen, welche auch in der Litteratur vertreten sind, beschließt sie. Ein Vergleich der Befunde bei Beiden lehrt, dass bei den Primaten vier Rectussegmente am distalen Endabschnitte zu Grunde gehen; es sind diejenigen, welche von dem 16. bis zum 13. thoraco-lumbalen Spinalnerven Äste beziehen.

Bei den niederen Affen ist in der Regel das 16. und 15. thor.-lumb. Segment verschwunden, so dass das 14. Segment den Abschluss bildet. Dies Verhalten übernehmen die primitiv sich darstellenden Hylobatiden, welche indessen, einen Schritt vorwärts schreitend, auch das 14. Segment zurücklassen können. Dann ist der 13. thor.-lumb. Spinalnerv der letzte, welcher den M. rectus versorgt. Die Anthropoiden sind die Repräsentanten für diese Entwicklungsform: sie bieten aber einerseits durch das zeitweilige Erhaltensein des 14. Segmentes Primitives auf, schreiten andererseits ähnlich wie die Hylobatiden

ihrerseits einen Schritt vorwärts und entledigen sich des 13. Segmentes. Im Besitze eines Muskels, dessen letztes Segment dem 12. thorakalen Spinalnerven zugehört, haben sich Anthropoide auf die Stufe erhoben, welche der Mensch normalerweise auch nach den Angaben der Autoren (CRUVEILHIER, SAPPEY, BEAUNIS-BORCHARD, HYRTL, GEGENBAUR etc.) einzunehmen pflegt. Dass gerade der im Ganzen hoch differenzierte *Simia satyrus* an das menschliche Entwicklungsstadium heranreicht, ist keineswegs so ganz seltsam. Dass ein Individuum von Gorilla dem Orang darin zur Seite steht, ist in so fern verwunderlich, als das andere Exemplar das indifferenteste Verhalten unter den Anthropoiden vergegenwärtigt, und Gorilla sich überhaupt häufig niedrig organisirt erweist. Die Nervenmuskelbefunde an beiden Individuen sprechen daher für einen größeren Grad individueller Variation, welche vielleicht die in der Primatenreihe herrschenden progressiven Veränderungen zum Ausdrucke bringt. — Die große individuelle Verschiedenheit bei Gorilla spricht sich darin aus, dass zwei distale Rectussegmente, das 14. und 13. thor.-lumbale, welche hier noch bestehen, dort ausgefallen sein können. Nehmen wir den *M. rectus* als Theil der muskulösen Ventralwand des Rumpfes, so sehen wir diese bei dem einen Exemplare gegenüber dem anderen um zwei Segmente verkürzt. Die Tabelle lehrt überdies, dass die thoracolumbale Dorsalwand des Rumpfes bei jenen Formen eine analoge Verkürzung um zwei Segmente, zwei Wirbel, erlitten hat. Ventralwie Dorsalwand des Rumpfes unterliegen demnach bei dem einen Exemplare von Gorilla einer entsprechenden Reduktion ihrer Bausteine. Das Besitzthum von nur 16 thor.-lumb. Wirbeln stellt das Thier auf gleiche Stufe mit Orang, mit dem er betreffs der genannten Innervationsverhältnisse übereinstimmt. Am Exemplare von Chimpanse, welches auch nur 16 thoraco-lumbale Wirbel besitzt, sind Äste vom 13. thorakalen Spinalnerv mit Sicherheit nicht verfolgbar gewesen. Bestanden solche, so gehörten sie keinesfalls bedeutenden Rectusabschnitten zu, so dass auch hier mit der Existenz von nur 16 thor.-lumb. Wirbeln eine Einbuße am 13. Rectussegmente verknüpft war.

In keiner Abtheilung der untersuchten Primaten liegen konstante Verhältnisse vor. An Indifferentes knüpft sich unmittelbar Differentes an. Der Process, welchem alle Veränderungen, sowohl die individuellen als auch die generellen, unterthan sind, zielt auf eine Verkürzung des *M. rectus thoracico-abdominalis* um distale Segmente hin. Dieser Process ist thatsächlich nirgends zum Abschlusse ge-

kommen und so dürfen wir annehmen, dass Umgestaltungen allenthalben noch im Flusse sind. Ich zweifle nicht daran, dass Fälle zur Beobachtung kommen werden, bei denen der menschliche Muskel nicht mehr vom 12. thorakalen Spinalnerven versorgt wird, sondern der 11. Nerv den Beckentheil des Muskels versieht. Es wird dies vermuthlich an solchen Objekten am ehesten wahrgenommen werden können, welche im Besitze von nur 16 thor.-lumb. Wirbeln oder von nur 11 Rippen sich befinden, oder wo eine Kombination beider Zustände vorliegt. Derartige Objekte werden einen Einblick in neu sich anbahnende progressive Organisationen gewähren.

Eine Verkürzung des Muskels um distale Segmente ist auch bei den Halbaffen nachzuweisen gewesen. Bei ihnen war der Vorgang sogar lebhafter ausgesprochen. Sechs Segmente konnten der Reduktion anheimfallen. Es waren das 18.—13. Segment, so dass das 12. Segment schließlich das distale Schlussstück des Muskels bildete. Dieser bei *Chiromys* angetroffene Befund stimmt nun mit dem differentesten bei Primaten überein. Also auch in dieser Beziehung kann ein bei Prosiniern wie Primaten wirksamer Process erkannt werden, welcher zu ganz gleichen Zielen führt.

Die Konvergenz dieser Erscheinungen bedeutet die Verkürzung des geraden Bauchmuskels um metamere Stücke, bedeutet mithin eine metamere Verkürzung der ventralen Rumpfwandung überhaupt und darf als Hauptzeugnis für letztere betrachtet werden.

Eingehenderes Studium am Muskel führt, wie man sieht, zu Ergebnissen nicht unbedeutender Art.

Die am ventralen Rumpfmuskel der Primaten sich kund gebende Verkürzung um distale Segmente fällt mit einer metameren Verkürzung des thoraco-lumbalen Abschnittes des Achsenskelettes bei den Primaten zusammen. Die metamere Verkürzung an der ventralen Rumpfwand hält jedoch nicht gleichen Schritt mit derjenigen an der Dorsalwand. An letzterer wird stets eine Summe von Segmenten, Wirbeln etc., weniger angetroffen als an der ventralen Wandung. Diese schreitet also in der metameren Verkürzung rascher voran als die aus Muskeln aufgebaute aktive Rumpfwand; und zwar beträgt der Unterschied in der Zahl dorsal und ventral ausgefallener Segmente 4, 5 und selbst 6. Aus der Tabelle ist die Zahl für die einzelnen Fälle leicht zu entnehmen; sie umfasst sechs Segmente bei *Cynoceph. mormon*, fünf und vier bei sehr vielen Vertretern der niedrig und vier Segmente bei höchst stehenden Primaten, drei Segmente bei *Hylob. syndact.* Auch beim Menschen beträgt der Unterschied in

der segmentalen Zusammensetzung der ventralen und dorsalen Rumpfwand fünf und vier Segmente. Die zu denjenigen Segmenten des Rumpfes zugehörigen Spinalnerven, welche keine Äquivalente in der Ventralwand des Rumpfes mehr finden, sind der hinteren Gliedmaße zugetheilt. Diese Spinalnerven sind durchaus lumbalen Charakters. Die Entfaltung der Gliedmaßen bildet die Ursache dafür, dass jene lumbalen Spinalnerven jegliche Beziehung zur Bauchwand verloren haben.

Die Anzahl thoraco-lumbaler Wirbel vermindert sich bei den untersuchten Formen der Tabelle von der höchst angetroffenen Summe 20 bis auf 16. Also vier dorsale Segmente können bei jenen Primaten aus dem Verbande des thoraco-lumbalen Rumpfabschnittes ausgeschaltet werden. Diese vier thoraco-lumbalen Segmente sind das 20. bis 17. Der *Musc. rectus* der untersuchten Formen kann nun aber in gleicher Weise um vier Segmente, das 16. bis 13. thor.-lumbale, verkürzt werden.

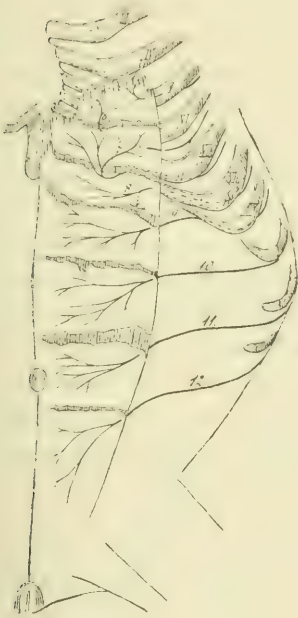
Was daher die metamere Totalverkürzung der ventralen, sowie der dorsalen Rumpfwandung anlangt, so erstreckt sie sich, so weit bisher bekannt, über eine gleiche Summe von Bausteinen. Es geht aber aus jener Tabelle hervor, dass bei je einem und demselben Individuum nicht die gleiche Anzahl von ventralen und dorsalen Segmenten ausgeschaltet zu sein braucht, was selbst für dieselbe Species variiren kann (*Hylobates syndactylus*, Gorilla, Mensch). In Folge dessen können wir nicht annehmen, dass die Verkürzung der dorsalen Rumpfwand diejenige der ventralen direkt beeinflusst, was auch im umgekehrten Sinne nicht anzunehmen ist. Die metamere Verkürzung der ventralen sowie der dorsalen Wandung steht vielmehr unter dem gemeinsamen Einflusse eines den gesamten Körper beherrschenden Processes, welcher jene Verkürzung in der Primatenreihe an beiden Stellen der Rumpfwand in gleicher Weise hat befördern können. Die vorgeführten Veränderungen an den Wandungen des Rumpfes müssen als Symptome eines noch mehr Organe umfassenden Vorganges aufgefasst werden.

Der Verlauf der für den Muskel bestimmten Nerven weist mancherlei Bedeutsamkeiten auf. Die aus thorakalen Spinalnerven stammenden *Rectusäste* werden zwischen den *Mm. intercostales*, die aus den lumbalen Nerven entstehenden Äste werden zwischen dem *Musc. transversus* und dem *M. obliquus internus abdominis* angetroffen.

Die Äste derjenigen thorakalen Spinalnerven, welche zwischen

sternalen Rippen gelegen sind, zeigen das einfache Verhalten. Sie gelangen ventral direkt zur dorsalen Fläche des die Rippen bedeckenden Muskels und behalten daher ihre intercostale Lage bis zum Eintritte in letzteren bei. Dieses Verhalten ist nach der Anzahl sternaler Rippen verschieden weit beckenwärts ausgedehnt. Da die Vielzahl sternaler Rippen einem Indifferenzstadium näher liegt als die Minderzahl, so beurtheilen wir denjenigen Befund, bei

Fig. 8.



Musculus rectus thoraco-abdominalis von *Troglodytes gorilla*. ♀. 1:3.

Fig. 9.



Musculus rectus thoraco-abdominalis von *Simia satyrus*. ♂. 1:3.

welchem der einfache Verlauf der Nerven am weitesten beckenwärts fortgesetzt ist, als den ursprünglicheren. Hiernach wird man die Befunde, wie sie aus den Figuren sich ergeben, ordnen lassen. Bei *Ateles pan.* finden wir, entsprechend der Existenz von zehn Sternalrippen, den Rectusast des 9. thorakalen Spinalnerven noch im ursprünglichen Verhalten, bei *Cercopithecus radiatus* den Ast des 8. Spinalnerven, bei *Cynocephalus* und *Cercopith. sinicus* den Rectusast des 7. Spinalnerven.

Bei den Anthropoiden bewahrte der Rectusast des 7. thorakalen Spinalnerven, falls acht sternale Rippen sich erhielten, den primitiven Verlauf. Man trifft dies auf den Tafelfiguren 10 (Gorilla) und 11 und Textfigur 5 (Chimpanse) an. Ein gleich bedingtes Verhalten kann sich beim Menschen wiederholen. Die Tafelfigur 12 diene als Beleg hierfür.

Bei Anthropoiden und beim Menschen sind die dem 6. thorakalen Körpersegmente zugehörigen Rectusnerven die letzten, welche bis zum Eintritte in den *M. rectus intercostal* verlaufen. Die Anzahl sternaler Rippen ist dann auf die normalen sieben reducirt.

Die Zustände bei Prosimiern und Hylobatiden sind früher dargestellt worden.

Die einfache Verlaufsart der Nerven hängt von der Existenz sternaler Rippen ab. Da sie bei den Primaten mehr und mehr auf weiter proximal gelegene Spinalnerven beschränkt wird, so erkennt man aus ihr zugleich die allmähliche Verminderung sternaler Rippen.

Mit der Verkürzung des *M. rectus* um distale Segmente findet gleichzeitig nicht allein eine Verminderung thoraco-lumbaler Wirbel bei den Primaten, sondern auch eine solche sternaler Rippen statt. Letzterer Umstand wirkt seinerseits auf die Verlaufsart der Rectusnerven zurück. Die Veränderung findet folgendermaßen statt. Rippen geben den sternalen Verband nach eingetretener Berührung mit der nächst proximal befindlichen Nachbarin auf. Unter Wahrung einer solchen intercostalen Berührung ziehen sich sternal gewesene Rippen lateralwärts vom Sternum zurück. Erreichen sie mit ihren freien Enden diejenige Stelle, an welcher der Rectusast des proximal gelegenen Spinalnerven zum Muskel zieht, so wird der Nerv (welchem *Rr. cutanei anteriores* angelagert bleiben) zwischen die zeitweise letzte Sternalrippe und den ihr angefügten freien Endtheil der nunmehr rückgebildeten, sternalen Rippen eingeschlossen. Ein solcher Zustand wird angetroffen auf der Tafelfigur 5 bei *Cercopithecus sinicus* zwischen 8. und 9. Rippe, von denen die 8. Rippe den sternalen Charakter behalten hat, auf Tafelfigur 10 bei Gorilla zwischen den gleichen Rippen, auf Tafelfigur 14 beim Menschen zwischen 7. und 8. Rippe, von denen die 7. Rippe dem Sternum verbunden ist.

Bei Prosimiern fand ich den zwischen 7. und 8. Rippe gelagerten Rectusnerv in der beschriebenen Lagerung¹. Unter den Hylobatiden konnte jenes Stadium in der Verlagerung des Rectusnerven

¹ l. c. Fig. 19 der Taf. VIII.

bei Lar beobachtet werden¹, wo der Nerv zwischen 8. sternaler und dem ventralen freien Ende der 9. Rippe sich befand.

Ein neuer Zustand im Verlaufe des Nerven stellt sich ein, sobald die sternal gewesene Rippe den lateralen Rückzug ihres freien Endes längs des unteren Randes der proximalen Nachbarin weiter vollzogen hat. Dann wird die Strecke des Nerven, welche zwischen den an einander liegenden Rippen zum Muskel zieht, aus dem intercostalen Bereiche der sich berührenden Rippen gelangen müssen. Der Rectusnerv des in Betracht kommenden Spinalnerven gelangt aus der intercostalen Lage nicht mehr direkt, sondern medial vom freien Ende der sternal gewesenen Rippe zum Muskel. Dabei verschiebt sich der Rectusnerv hinter die Kontaktstelle von letzter Sternalrippe und sternal gewesener Skeletspange. Das anatomische Verhalten offenbart sich dann darin, dass ein Intercostalnerv den durch die Berührung der Rippen ventral abgeschlossenen Zwischenrippenraum durchläuft, diesen dann dorsal von der Rippenverbindung verlässt, um medial vom freien Ende der rückgebildeten Sternalrippe den *Musc. rectus* zu erreichen. Hieraus leitet sich das folgende, oft anzutreffende Verhalten her.

Die den Nerven zugetheilten Rectussegmente nehmen im Verhältnisse zu den ihnen zugehörigen Skeletabschnitten einen mehr distalen Standort ein. Die Nerven ziehen dem zufolge von den Intercostalräumen aus distalwärts und müssen mehr und mehr die Innenfläche der den Intercostalraum distal abschließenden Rippe kreuzen. Fast überall desshalb, wo Rippen das Brustbein verlassen haben und in sekundäre Verbindung mit ihren proximalen Nachbarn gelangt sind, ziehen die Rectusäste der in Betracht kommenden Spinalnerven aus dem Intercostalraume distal- und medianwärts über die Innenfläche distaler Rippen zum Muskel. Kreuzt daher ein Rectusnerv in genannter Weise eine Rippe, so kann daraus mit gewissem Rechte gefolgert werden, dass die betreffende Rippe früher mit dem Sternum verbunden gewesen ist. Aus den Figuren sowie aus der folgenden Tabelle erkennt man, dass die Rectusäste des 10. bis zum 7. thorakalen Spinalnerven die genannte Kreuzung mit denjenigen Rippen aufweisen können, welche in der Reihe je die nächstfolgende Ziffer tragen.

¹ l. c. Fig. 13 der Taf. XXII.

	Angabe der Spinalnerven, deren Rectusäste die Innenfläche der distalen Nachbarrippe kreuzen		
<i>Ateles paniscus</i>	10.		
<i>Cercopithecus sinicus</i>		9.	
<i>Cynocephalus mormon et sphinx</i>		9.	8.
<i>Semnopithecus leucopr.</i>			8. 7.
<i>Gorilla</i> (Fig. 1)		9.	
<i>Gorilla</i> ♀		9.	8. 7.
Chimpanse (Tafelfig. 11)	10.	9.	8.
Chimpanse (Textfig. 5)		9.	8.
Chimpanse (Textfig. 4)		9.	8. 7.
Orang			8. 7.
Mensch 7 Tage alt (Tafelfig. 12)		9.	8.
Mensch 5 Tage alt (Tafelfig. 14)		9.	8.
Mensch 4 Monate alt (Tafelfig. 13)		9.	8. 7.
Mensch Embryo (Textfig. 10)			8. 7.

Alle hier aufgeführten Befunde sind verschieden von jenem Verhalten, welches die Tafelfiguren 1 und 2 vergegenwärtigen. Hier gelangt der Rectusast des 9. Spinalnerven aus dem ventral abgeschlossenen Intercostalraume direkt vor- und distalwärts, wobei er die Außenfläche der 10. Rippe kreuzt. Diese Verlaufsart des Rectusnerven ist, wie wir gesehen haben, die ursprüngliche und leitet sich direkt von derjenigen her, welche in der Gegend der sternalen Rippen die normale ist. Der Nerv wird die Nachbarschaft des freien Randes der gewesenen Sternalrippe niemals getheilt haben können.

Die sekundär eingetretene Kreuzung von Nerv und Rippe kann zu mehreren sternal gewesenen Gebilden selbst dann noch Beziehungen behalten, wenn der feste Verband eines freien Rippenendes mit der nächst vorhergehenden Rippe sich gelöst und der Intercostalraum ventral sich geöffnet hat. Das tritt uns z. B. entgegen auf den Tafelfiguren 4, 5 und 11. Auch bei Prosimiern und Hylobatiden erhalten sich derartige Entwicklungsphasen, in welchen zugleich das freie Ende einer Rippe durch den proximalwärts gerichteten Verlauf letzte Spuren eines sternal gewesenen Gebildes verräth. Neigt das ventrale Rippenende sich mehr und mehr der transversalen Richtung zu, so verlassen die Spinalnerven ventralwärts den Raum zwischen den nunmehr fluktuirenden Rippen und treten direkt zwischen *Musc. transversus* und *M. obliq. internus abdominis* ein.

Gemäß der Vorführung des Thatbestandes neigen wir der An-

sieht zu, dass die Verlaufsart der Rectusnerven in proximalen Gebieten die ursprüngliche sei, aus welcher der Verlauf in weiter distal gelegenen Rumpfgebieten abgeleitet werden müsse, dass die Rückbildung und Umbildung von sternalen Rippen die Hauptursache für jene Verlaufsänderung der Nerven bilden. Diese Annahme kann noch von verschiedenen anderen Seiten her Unterstützung finden; sie scheint mir aber durch die angegebenen Daten so gut gedeckt zu sein, dass ich nur noch auf eine Thatsache hinweisen möchte. Bei *Nycticebus* wird die primitive Anzahl von zwölf sternalen Rippen vorgefunden; der 11. thorakale Spinalnerv entsendet daher noch einen primitiv sich verhaltenden Ast zum *M. rectus*. Der gleiche Muskelnerv wird nun bei allen Primaten zwischen fluktuirenden Rippen angetroffen und muss deshalb phylogenetisch alle jene Stadien durchlaufen haben, welche wir als charakteristische Umwandlungsformen geschildert haben.

Die Zeit wird indessen wohl auch Meinungen zur Reife bringen, nach welchen der hier vorgeführte Process in gerade entgegengesetzter Weise sich vollzogen habe. Mit der Vertretung einer derartigen Hypothese verknüpft sich dann die Aufgabe, die sich aufthürmenden Schwierigkeiten aus dem Wege zu räumen.

Die Verlaufsrichtung der Nerven des *M. rectus* hängt in den Intercostalräumen direkt von den Rippen ab; sie ist ohne diese Abhängigkeitsbeziehungen durch die Lagerung der Segmente für die Nerven bedingt.

In proximalen Gebieten nehmen die Nerven bei einem jeden Individuum eine mehr transversale Verlaufsrichtung ein und ändern letztere in caudalwärts folgenden Regionen in eine schräge und nahe dem Becken sogar in eine steile Richtung um. Dies Verhalten trifft sowohl für niedere Affen (vgl. Tafelfigur 4) als auch für höhere Primaten zu. In auffallender Weise geht der quere Verlauf allmählich in einen steilen bei den Anthropoiden über. Bei ihnen müssen die Nerven für die letzten Rectussegmente nach dem Verlassen der Rippen von der Höhe der mächtigen Darmbeinschaufeln gegen die Symphysis pubis herabsteigen, um ihr Endgebiet zu erreichen. Dieser Umstand bringt es zuweilen mit sich, dass einer der letzten Rectusnerven seinen steilen Lauf frühzeitig antritt und dann die nächst caudalwärts gelegene Rippe kreuzt. Derartiges stellte sich zwischen dem 12. Spinalnerven und der 13. Rippe bei Gorilla (Tafelfigur 10) ein. Es braucht nicht näher erläutert zu werden.

dass eine derartige Kreuzung von Nerv und Rippe eine andere Entstehung genommen hat als die oben besprochene Art.

Die allgemeine Ursache für den beckenwärts sich einstellenden steilen Verlauf der Muskelnerven lässt sich unter Anderem unschwer in dem Umstand erkennen, dass zwischen der Anheftung des Beckengürtels an die dorsale Rumpfwand und dem letzten, den *M. rectus* versorgenden Spinalnerven fast regelmäßig noch vier bis sechs Spinalnerven sich befinden, welche von der Innervation der Bauchmuskeln völlig ausgeschlossen sind. Um eben so viele Segmente ist die dorsale Skeletwand länger als die ventrale Muskelwand, und diese letztere muss daher mit eigentlich höheren proximalen Segmenten distale Regionen decken. So gelangen denn die Nerven aus dorsalen Ursprungsgebieten ventral- und distalwärts.

Eine höhere Bedeutung gewinnt jener steile Verlauf distaler Nerven des *M. rectus*, sobald wir ihn als ein Symptom der metameren Verkürzung des Rumpfes beschauen. Aus ihm spricht die Thatsache, dass die Ventralwand des Rumpfes der dorsalen Wandung in jener Verkürzung vorausgeeilt ist.

Ein primitiv sich verhaltendes Rectussegment, welches von Zwischensehnen regelrecht begrenzt ist, bezieht seinen Nerv auf die denkbar einfachste Weise. Der Nerv gelangt zwischen den *Mm. intercostales* oder den *Mm. transversus et obliquus internus abdominis* direkt und ungetheilt zu seinem Endgebiete. Dieser indifferente Verlauf ist wenigstens streckenweise allenthalben erhalten. Bei niederen Formen bildet er das gewöhnliche Verhalten und kann selbst in der ganzen serialen Ausdehnung angetroffen werden, was bei einem Exemplare von *Cynocephalus mormon* und bei *Ateles* (Tafelfiguren 6 und 9) beobachtet ist. Gewöhnlich ist der Verlauf des letzten oder der zwei letzten Muskelnerven bei den niederen Affen abgeändert. Ähnliches findet sich bei den *Hylobatiden*¹. Bei den *Anthropoiden* hat sich das primitive Verhalten des Nervenverlaufes allenthalben erhalten. Das ist bemerkenswerth, da die *Anthropoiden* in dieser Beziehung direkt an niederste Formen sich anreihen und viel einfacher als die *Hylobatiden* sich verhalten.

Beim Menschen ist fast überall ein komplirteres Verhalten eingetreten. Dasselbe erhebt seinen Träger auf eine sehr hohe Stufe, da die bei anderen Organismen gefundenen Einrichtungen nicht im entferntesten mit den menschlichen konkurriren können. Nur

¹ l. c. pag. 383—385.

wenige proximale Muskelnerven bewahren beim Menschen die primitive Verlaufsart.

Die ersten Veränderungen am Nerven treten dadurch zu Tage, dass letzterer kurz vor dem Betreten des lateralen Muskelrandes sich spaltet und mit proximal- und distalwärts ziehenden Ästen das ihm zugehörige Segment aufsucht. Ein sehr lehrhaftes Beispiel hierfür wurde an dem 9. und 11. thorakalen Spinalnerven von *Hylobates leuciscus* beobachtet¹. Eine noch weiter vom Muskelrande Platz greifende Theilung fand am 12. thorakalen Spinalnerven von *Hylob. agilis* statt². Ganz ähnliche Zustände findet man an den Figuren dieses Aufsatzes; sie betreffen den 14. thor.-lumb. Spinalnerv bei *Inuus* (Tafelfigur 1., den 13. bei *Cynocephalus mormon* der Tafelfigur 6, den 8. Nerv (Tafelfigur 12) eben so wie den 7. thorakalen Spinalnerven beim Menschen (Textfigur 11). Die beiden menschlichen Befunde unterscheiden sich nicht unwesentlich von einander, da an dem Befunde der Fig. 12 ein Beginn, an demjenigen der Fig. 16 ein sehr weit vorgeschrittenes Stadium jener Verlaufsänderung des 7. und 8. Spinalnerven vorliegt. Bei Anthropoiden werden ähnliche Zustände vermisst.

An die Spaltung der Nerven vor dem Herantreten an den Muskel knüpft ein neuer Zustand unmittelbar an. Er äußert sich in Schlingen, welche einander benachbarte Nerven bilden. Derartige Schlingen werden sofort entstehen müssen, sobald zwei für die serial auf einander folgenden Rectussegmente bestimmte Nerven jene besprochene Theilung in mehrere Äste aufweisen, sobald die benachbarten Äste in Berührung getreten sind, um dann gemeinsam den Muskel aufzusuchen. Rectusnerven lassen auf diese Weise Ansaе zu Stande kommen, welche zwischen den *Mm. transversus et obliq. internus abdom.* gelegen sind.

Bei niederen Affen treten bereits Nervenschlingen auf. *Cynocephalus mormon* (der Tafelfigur 6), *Inuus* und *Ateles* entbehren derselben. Bei anderen untersuchten Formen treten Schlingen zwischen den distalen Rectusnerven auf. Der 14. und 13. thor.-lumb. Spinalnerv sind konstant durch sie ausgezeichnet. Man betrachte die Tafelfigur 4: auf ihr stoßen Äste vom 14. und vom 13. Nerv in spitzem Winkel zusammen, um vereinigt den Rectus zu erreichen. Ähnliches findet sich auf Fig. 5 bei *Cercopithecus sinicus*, jedoch

¹ l. c. Fig. 15 der Taf. XXII.

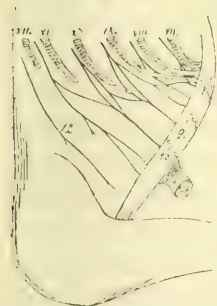
² l. c. Fig. 16 der Taf. XXIII.

mit der Modifikation, dass der gemeinsame, aus dem 14. und 13. thor.-lumb. Spinalnerven gebildete Nerv in seinem Verlaufe selbst wieder Schlingen formt. *Cynocephalus sphinx* (Tafelfigur 7), *Cynoceph. morm.* der Tafelfigur 8 bieten eine einfache Ansa zwischen 14. und 13. thor.-lumb. Spinalnerven dar.

Unter den Hylobatiden zeigte *Syndactylus* Anastomosenbildung zwischen Ästen des 14. und 13. thor.-lumb. Spinalnerven¹. Bei den Anthropoiden werden Ansabildungen völlig vermisst.

Eine kontinuierlich fortschreitende Umwandlung liegt bei den Primaten nicht vor, denn die Anthropoiden knüpfen an die indifferentest sich verhaltenden Formen an. In der menschlichen Organisation ist andererseits ein mächtiger Vorstoß erfolgt. Die wenigsten Nerven bewahren hier einen einfachen Habitus. Von den distalen Rectusnerven an entfaltet sich in proximaler Richtung ein weit ausgedehntes Geflecht aus kontinuierlich an einander geschlossenen

Fig. 10.



Nerven des Muscul. rectus abdominis eines menschlichen Embryo. Ω . 2:3.

Schlingen. In dasselbe entsenden die einzelnen Rectusnerven Äste, welche sich wieder und wieder zu theilen vermögen, um so zur Bildung eines engeren Netzes beizutragen. Die wenigen diesbezüglichen Litteraturangaben sind wegen ihrer Ungenauigkeit hier nicht verwendbar (vergleiche BOURGERY², QUAIN). Auf der Fig. 14 ist der 12., 11. und 10. Nerv an der Geflechtbildung beteiligt, auf der Fig. 16 der 13., 12., 11., 10. und 9. (Ähnliches bildet BOURGERY ab, l. c. Plate 52), auf der Fig. 13 der 13., 12., 11., 10., 9., 8., auf der Fig. 12 der 12. bis 8. Nerv. Auf nebenstehender Textfigur 10 ist selbst der 7. thorakale Spinalnerv in die Geflechtbildung

mit hineinbezogen worden.

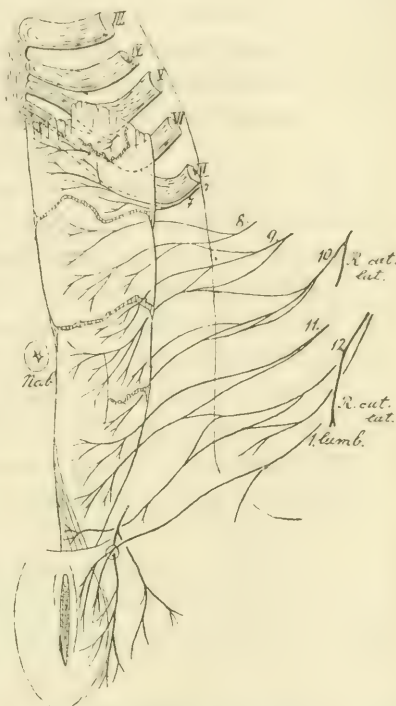
Da die Bildung von Schlingen bei allen anderen Primatenformen auf den 14. und 13. thoraco-lumbalen Spinalnerven beschränkt bleibt, beim Menschen aber an dieser Bildung die proximal sich anschließenden sechs Spinalnerven beteiligt sein können, so sind keine Organismen bekannt, welche die Übergangsformen zu den menschlichen Einrichtungen besitzen. Auch die Anthropoiden lassen uns hier im Stiche. Immerhin drängt der Vergleich der Befunde des Menschen

¹ O. c. Fig. 14 der Taf. XXII.

² BOURGERY, Anatomie de l'homme. Atlas III. Pl. 50, 52.

mit denen niederer Primaten zur Ansicht hin, dass die ersten Phasen der Schlingen- und Geflechtbildung in distalen Distrikten liegen, von denen aus der Process in proximaler Richtung sich fortgepflanzt habe. Durch diese Annahme erklärt sich die Thatsache, dass einige proximale Rectusnerven beim Menschen noch stets von jenen Umwandlungen ausgeschlossen sind. Der 6.—9. thorakale Spinalnerv der Fig. 14, der 7. und 8. der Fig. 12 und der 5.—7. Nerv der Fig. 13 und Textfig. 11 erscheinen in die Kette von Nervengeflechten nicht mit aufgenommen. Betrachtet man einen jeden einzelnen Fall für sich, so vermag man aus ihm eine Reihe von Symptomen herauszulesen, welche für die in proximaler Richtung sich fortpflanzende Geflechtbildung sprechen. Auf der

Fig. 11.



Musculus rectus und dessen Nerven von einem 9 Monate alten Mädchen, bei ventraler Ansicht. Um die Anastomosen zwischen den Rectusnerven vollständig übersehen zu können, sind diese auch in ihrem Verlaufe um die seitliche Bauchwand dargestellt. 1:3.

anastomosirt mit Nachbargebilden. In proximaler Richtung stellt sich mithin das einfache Verhalten der Nerven ein. Die Textfigur 11 und Tafelfigur 13 erscheinen in gleicher Weise für eine derartige Interpretation geeignet.

Die angeführten Verlauferscheinungen an den Nerven werden im genetischen Verbande unter einander sich befinden, denn unschwer lassen sich die komplieirtesten Befunde aus den einfacheren herleiten. Gehören sie aber in einen und denselben Kreis, so wird auch eine gleiche Ursache für ihre Entstehung namhaft zu machen

sein. Sicherlich können die Nerven aus eigenem Vermögen keine Lageveränderungen, keine Geflechte eingehen. Wie früher neige ich auch heute noch der Ansicht zu, dass die in den Segmenten des *Musc. rectus* sich abspielenden Verschiebungen von Muskelbündeln den Hauptfaktor für die Erscheinungen an den Nerven enthalten. In dieser Hinsicht ist an erster Stelle geltend zu machen, dass Schlingen zwischen benachbarten, metameren Spinalnervenästen zuerst an denjenigen gefunden werden, welche die am Becken befestigten Rectussegmente innerviren. Das trifft für niedere Affen, auch für Prosimier zu, bei denen Nerven Anastomosen, wenn sie überhaupt auftreten, an den genannten Stellen gefunden werden. Bei Lemur besteht eine Schlinge zwischen 15. und 14., bei Tarsius zwischen 14. und 13. thoraco-lumbalen Spinalnerven¹. Die Beckensegmente des *M. rectus* bezeichnen nun aber diejenigen Stellen, an welchen nicht allein der Ausfall ganzer Segmente bei Prosimiern und Primaten Platz greift, sondern wo auch die Umwandlungen der Zwischensehnen bis zu deren völligem Ausfalle vorliegen. Letzterer aber bedeutet das Aufgeben der sichtbaren Grenzen zwischen den Muskelsegmenten. Die Einleitungen zu solchen Reduktionen der Zwischensehnen sind allenthalben sichtbar; sie bestehen in Auflösungen der Sehnen in mehrere Abschnitte, im Schwinden solcher Abschnitte, in Verschiebungen derselben gegen einander etc. Mit dem Aufgeben der Kontinuität an den Inscriptionen tritt die Möglichkeit der Durchwachsung von Muskelbündeln zweier Segmente ein; mit den Verschiebungen der Theilstücke der Inscriptionen gegen einander ist die Nothwendigkeit gegenseitiger Vermischung von Bündeln benachbarter Segmente gegeben. Ist aber eine Zwischensehne vollkommen verschwunden, so ist die innigste Durchflechtung der Bündel mehrerer Segmente gestattet. Verschiebungen von Muskelbündeln ziehen die ihnen zugehörigen Nervenzweige aus. Diese haben, je größer die Bündelverlagerung ist, einen längeren Weg zurückzulegen und lösen sich, um auf kürzestem Wege ihr Ziel zu erreichen, frühzeitig vom Stamme los. Auf diese Weise wird allmählich eine Theilung des letzteren zuwege gebracht. An die Theilungen knüpfen sich die Berührungen mehrerer getheilter Nerven an, was dann in Schlingen sich zu erkennen giebt.

So lassen sich die Veränderungen im Verlaufe der Nerven von den veränderten Zuständen in deren Endgebieten ableiten. Es handelt

¹ l. c. Figuren 15 und 19 der Taf. VIII.

sich im betreffenden Falle um Ausdehnungen muskulöser Elemente nach Richtungen, welche senkrecht zum Nervenstamme stehen. Wenn schon die hauptsächlichsten Umgestaltungen im Nervengebiete sich da einstellen werden, wo die Zwischensehnen bei den Verschiebungen von Muskelbündeln in Mitleidenschaft gerathen, so ist doch einleuchtend, dass die Höhenzunahme der Rectussegmente für sich allein schon Consecutiverscheinungen der erwähnten Art an den Nerven nach sich ziehen könne, da diese dann nur auf dem kürzesten Weg zum ganzen Segmente gelangen, wenn der Nervenstamm frühzeitig Äste zu ihm entsendet.

Es ist nicht unwahrscheinlich, dass die Wechselwirkung von einfacher Höhenzunahme der Segmente und von Verwischen der Grenzmarken zwischen ihnen die Nervengeflechte habe zu Stande kommen lassen. Es ist jedoch nicht zu entscheiden, welcher von den beiden Faktoren hier und dort die Hauptrolle gespielt habe und wann beide zusammengewirkt haben. Es bleibt überdies nicht ausgeschlossen, dass noch andere Momente gleichzeitig neben den erwähnten thätig gewesen sind. Die Thatsache, dass an die Rectusnerven, sowohl Äste für die *Mm. transv. et obl. int. abdom.* als auch die *Rr. cutan. anteriores* streckenweise angeschlossen zu sein pflegen, weist auf die Möglichkeit einer Einwirkung auf den Nervenverlauf auch von anderer Seite hin.

Aus der folgenden tabellarischen, schematisch gehaltenen Übersicht (pag. 426) ist das Verhalten der Nervenschlingen bei den einzelnen Individuen leicht zu entnehmen.

Die Sonderstellung, welche die Anthropoiden durch ihr primitives Verhalten der Nerven einnehmen, verliert das Befremdende z. Th., wenn man in Betracht zieht, dass fast bei allen Individuen wohl ausgeprägte, regelmäßig angeordnete und verhältnismäßig viele Zwischensehnen sich erhalten haben (vgl. auf pag. 398 die Tabelle). Die Zwischensehnen durchsetzen den Muskel in der Regel seiner ganzen Dicke nach, so dass Bündel benachbarter Muskelsegmente nicht in einander greifen. Ferner sind die letzteren wohl als breite, relativ aber wenig hohe Abschnitte unterscheidbar. Es fehlen mithin jene Momente, welche für die Entstehung von Nervengeflechten als maßgebend erachtet werden dürfen.

Beim Menschen fallen die Abschnitte des *M. rectus* durch ihre Höhe im Gegensatze zu ihrer Breite auf. Ferner sind die Zwischensehnen unbeständiger, oft zerklüftet, und nur selten durchsetzen sie die ganze Dicke des Muskels. An der hinteren dorsalen Fläche des

	Rectusnerven, welche ungetheilt zum Muskel gelangen, sind durch gewöhnlichen Druck, welche getheilt zum M. rectus ziehen, sind durch fetteren Druck bezeichnet, die unter einander anastomosirenden Nerven sind durch ein +-Zeichen verbunden gekennzeichnet.											
Cynocephalus mormon (Tafelfigur 6)	16.	15.	14.	13.
Ateles paniscus			14.	13.	12.	11.	10.	9.	8.	7.	6.	5. 4.
Inuus nemestrinus	15.	14.	13.	12.	11.	10.	9.	8.	7.	6.	5.	4.
Semnopithecus leucopr.			14.+13.	12.	11.	10.	9.	8.	7.	6.	5.	4. 3.
Cynocephalus mormon (Tafelfigur 8)			14.+13.	12.	11.	10.	9.	8.	7.	6.	5.	4. 3.
Cynocephalus sphinx			14.+13.	12.	11.	10.	9.	8.	7.	6.	5.	4.
Cercopithecus sinicus			14.+13.	12.	11.	10.	9.	8.	7.	6.	5.	4. 3.
Hylobates lar			14.	13.	12.	11.	10.	9.	8.	7.	6.	5.
Hylobates syndact. (Textfigur 7)			13.	12.								
Hylobates agilis			14.	13.	12.	11.	10.	9.	8.	7.	6.	5.
Hylobates leuciscus			13.	12.	11.	10.	9.	8.	7.	6.	5.	
Hylobates syndactylus			14.+13.	12.	11.	10.	9.	8.	7.	6.	5.	
Gorilla (Tafelfigur 10)			14.	13.	12.	11.	10.	9.	8.	7.	6.	5.
Chimpanse (Textfigur 5)			14.(?)13.	12	11.	10.	9.	8.	7.	6.	5.	
Chimpanse (Tafelfigur 11, Textfigur 4)			13.	12.	11.	10.	9.	8.	7.	6.	5.	
Gorilla (Textfigur 8)				12.	11.	10.	9.	8.	7.	6.	5.	
Orang				12.	11.	10.	9.	8.	7.	6.	5.	
Mensch (Fig. 14)				12.+11.+10.	9.	8.	7.	6.				
(Fig. 12)				13.+12.+11.+10.+9.	8.	7.						
(Fig. 13)				13.+12.+11.+10.+9.+8.	7.	6.	5.					
(Fig. 15)				12.+11.+10.+9.+8.	7.	6.	5.					
(Textfigur 10)				12.	11.+10.+9.+8.+7.	?	?					

letzteren ist die Grenze der Segmente meist verwischt, indem Bündel unregelmäßig von dem einen Segmente zum benachbarten zu ver-
folgen sind. Diese am menschlichen Muskel lange bekamten, bei
HYRTL, LANGER u. A. angegebenen Eigenschaften fallen zusammen
mit den in proximaler Richtung weit ausgedehnten Nervengeflechten.
Die Thatsache, dass zu einem scheinbar, aber nur bei ventraler
Ansicht scharf abgegrenzten Segmente Äste zweier Spinalnerven ge-
langen, findet daher ihre Erklärung auch darin, dass bei dorsaler
Ansicht die schnigen Grenzen fehlen, und desshalb eine Durch-
wachsung der Bündel benachbarter Segmente und die erwähnte An-
ordnung der Nerven hat erfolgen können.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel XIII und XIV.

Die Figuren stellen je einen Theil der ventralen Rumpfwand dar. Es ist
der *Musc. thoraco-abdominalis* mit seiner Ursprungssehne und seinem Bauche
erkennbar. Letzter zeigt blaue Zwischensehnen. Zum Muskel ziehen die mit
den Zahlen 3—16 bezeichneten Äste der *Rr. ventrales* von thoraco-lumbalen
Spinalnerven. Die Rippen tragen die Zahlen I—XIII. In einigen Figuren wurde
der *Musc. pyramidalis* eingezeichnet. Auch wird man an vielen Figuren die
Lage des Nabels zu den Segmenten des *Musc. rectus* ablesen können. Die
Figuren geben die Objekte in halber Größe wieder; sie sind mit genauen Be-
zeichnungen versehen und bedürfen in so fern keiner weiteren Erklärung.

Beiträge zur Entwicklungsgeschichte des Venensystems der Amnioten.

II. Reptilien (*Lacerta*, *Tropidonotus*)¹.

Von

Prof. Ferdinand Hochstetter

in Wien.

Mit Tafel XV— XVII.

Einleitung.

Unsere Kenntnis über die Entwicklung des Venensystems der Reptilien beschränkte sich bis in die neueste Zeit auf das, was uns RATHKE in seiner Entwicklungsgeschichte der Natter (37) mitgeteilt hatte und auf fragmentarische Angaben des gleichen Forschers über die Entwicklung einzelner Abschnitte des Venensystems der Krokodile (39) und Schildkröten (38). Es war daher die Untersuchung der Entwicklung des Venensystems einzelner Reptilienformen mit den Hilfsmitteln der modernen Technik zu unternehmen, und durfte eine reiche Ausbeute neuer Thatsachen, wie sie die gleiche Untersuchung bei Hühnerembryonen zu Tage gefördert hatte, um so eher erwartet werden, als manche von RATHKE für die Natter gemachte Angaben mit den bei anderen Amnioten gefundenen Thatsachen nicht recht in Übereinstimmung zu bringen waren. Ich hatte daher schon vor vier Jahren die ziemlich mühevollen Arbeit in Angriff genommen und dieselbe zugleich mit den Untersuchungen über die Entwicklung des Venensystems der Säuger weiter geführt. Inzwischen erschien die die Entwicklung des Venensystems von *Lacerta* behandelnde Arbeit von C. K. HOFMANN (17, 18), welche mir

¹ Fortsetzung von Bd. XIII. pag. 575.



Fig. 1

Trachypus

Fig. 3

Scenopith
leucopis

1.2

Fig. 6

Cyncephal
Mormon

1.2

Fig. 5

Cyncephal
sinu.

1.2

Fig. 11

Trachypus
leucopis

Fig. 2

Trachypus

Fig. 4

Scenopith
leucopis

1.2

Fig. 7

Cyncephal
sinu.

1.2

Fig. 10

Trachypus
leucopis

1.2

Fig. 9

Trachypus
leucopis

1.2



Fig. 1.
Mensch ♀



Fig. 13.
Mensch
12.



Fig. 8.
Cynocephalus
Mormon
1:2



Fig. 14.
Mensch ♂.
(5 Tage alt)

anfänglich meine eigene Arbeit überflüssig zu machen schien. Bald jedoch erkannte ich, dass die Angaben HORMANN's in manchen Punkten nicht den Thatsachen entsprachen und dass manche Punkte, die mir von Interesse zu sein schienen, gar keine oder nicht die gebührende Berücksichtigung gefunden hatten. So vertiefte ich mich neuerdings in den Gegenstand und war bald in der Lage, ein ziemlich vollständiges Bild der Entwicklung jenes Abschnittes des Venensystems zu erhalten, auf den ich vorzugsweise mein Augenmerk gerichtet hatte. Wenn ich aber trotzdem noch eine oder die andere Frage offen lassen musste, so mag dies durch die Schwierigkeit, mit welcher Untersuchungen über die Entwicklung des Venensystems verknüpft sind, entschuldigt werden.

Für die Saurier dienten als Objekt der Untersuchung vorzugsweise die Embryonen von *Lacerta agilis*, deren ich eine große Zahl in den verschiedensten Entwicklungsstadien gesammelt hatte, und Embryonen von *Lacerta viridis*. Für die Schlangen standen mir zahlreiche Embryonen der Natter (*Tropidonotus natrix*) zur Verfügung, an denen ich RATIKÉ's Angaben zu prüfen und in manchen Punkten richtig zu stellen vermochte.

Da aber das Verständniss der entwicklungsgeschichtlichen Vorgänge besonders in späteren Stadien eine genaue Kenntniss der fertigen Verhältnisse des Venensystems voraussetzt und die in der Literatur vorfindlichen Angaben über das Venensystem der Saurier und Schlangen, so weit sie mir zugänglich waren, nicht gerade reichlich und zum Theil auch für meine Zwecke nicht ausreichend genau schienen, habe ich selbst eine Reihe von Sauriern und Schlangen auf ihr Venensystem untersucht. Vor Allem war es *Lacerta viridis*, die wegen ihrer Größe (*Lacerta agilis* erwies sich wegen ihrer Kleinheit als ungeeignet) untersucht wurde und deren Venensystem auch als dem der *Lacerta agilis* nahestehend, eine eingehendere Berücksichtigung finden soll. Außerdem wurde untersucht: *Lacerta ocellata*, *Varanus arenarius*, *Uromastix spinipes*, *Phrynosoma aculeatum*, *Chamaeleo vulgaris*, *Alligator lucius*, *Anguis fragilis* und *Pseudopus Pallasii*, von Schlangen: *Tropidonotus natrix*, *Coluber Aesculapii*, *Belias berus* und *Vipera ammodytes*.

Viel Neues konnte ich bei dieser vergleichend anatomischen Untersuchung zwar nicht zu Tage fördern, doch gewannen die fertigen Verhältnisse mit Rücksicht auf ihre Entwicklungsgeschichte eine andere Bedeutung, und manche sonst scheinbar untergeordnete topographische Beziehung erschien wichtig. Zugleich ließen sich

die den verschiedenen Formen zukommenden, gemeinsamen Charaktere des Venensystems von diesem Standpunkte aus leichter erkennen.

Meine Absicht bei der vorliegenden Untersuchung war es, die Entwicklung folgender Theile des Venensystems zu verfolgen: 1) die Entwicklung des Leberpfortadersystems und seine Beziehung zu den Umbilicalvenen während des Embryonallebens, 2) die Umbildungen, welche sich im Gebiete der V. cardinales posteriores ergeben und das Verhältniß dieser Venen zu den sogenannten V. vertebrales posteriores (von RATHKE), 3, die Entwicklung der hinteren Hohlvene und 4) die Entwicklung der sogenannten Abdominalvene. respektive ihr Verhältniß zur Umbilicalvene klar zu stellen, um, nachdem dies geschehen war, eine Vergleichung der Verhältnisse bei Reptilien und Vögeln durchführen zu können. Auch diejenigen Punkte, in welchen das Venensystem der Reptilien mit dem der Anammier Ähnlichkeiten aufweist, sollen gebührende Berücksichtigung finden. In einer in Bälde nachfolgenden Abhandlung soll dann die Entwicklung der entsprechenden Theile des Venensystems der Säuger geschildert und dadurch das Ganze zu einem gewissen Abschlusse gebracht werden.

Was die Methode der Untersuchung anlangt, so bestand sie vorwiegend in der Ausführung lückenloser Quer- und Sagittalschnittserien und dem genauen Studium und der Kombination der gewonnenen Schnittbilder. Auf eine plastische Rekonstruktion der einzelnen Entwicklungsstadien wurde verzichtet, da die Resultate einer solchen zu dem dadurch nöthig gewordenen Zeitaufwand und dem Aufwand an Mühe in gar keinem Verhältnisse gestanden wären. Eine Charakterisirung der einzelnen zur Untersuchung herbeigezogenen Stadien habe ich nicht gegeben, da die Beschreibung der äußeren Körperform und des Entwicklungszustandes ihrer Organe weitaus mehr Raum in Anspruch genommen hätte als die Beschreibung ihres Venensystems. Doch bin ich auf die Entwicklung einzelner Organe, in so weit sie bestimmend oder umgestaltend auf die Verhältnisse des Venensystems einwirken, in so weit eingegangen, als dies der Gegenstand erfordert, und ein den gleichen Gegenstand Nachuntersuchender dürfte darin genügend Grundlage haben, um sich zurecht zu finden. Angaben über die Zeit, welche nach der Ablage der Eier bis zum Zeitpunkte der Entnahme des Embryo aus demselben verflossen war, wurden ebenfalls nur da und dort gegeben, da sie über den Entwicklungszustand des Embryo nur wenig

oder gar nichts auszusagen im Stande sind, wie dies an anderer Stelle¹ bereits aus einander gesetzt wurde.

Die Untersuchung des Venensystems der ausgebildeten Formen wurde mit Zuhilfenahme des TEICHMANN'schen Injektionsverfahrens durchgeführt. Die Injektion der Venen wurde dabei gewöhnlich von drei Stellen aus vorgenommen: 1) von der V. cava inferior aus, dort wo sie aus dem Kopffende der Leber hervortritt, um den Sinus venosus zu erreichen, und zwar in der Richtung gegen die Nieren, also peripheriewärts (meist mit blauer Masse). 2) von der V. abdominalis aus (meist mit gelber Masse) in der Richtung gegen die Leber, um die Leberpfortader und ihre Verbindungen zu füllen, und 3) von der V. abdominalis aus (ebenfalls mit gelber Masse) in der Richtung gegen das Becken, um die V. renales advehentes und ihre Wurzelzweige verfolgen zu können. Bei den größeren Sauriern wurde dann noch eine Injektion der Extremitätsvenen von der Peripherie aus (meist ließen sich größere Venen erst an der Hand- und Fußwurzel einbinden) hinzugefügt.

Entwicklung des Venensystems von *Lacerta agilis*.

Bei jungen Embryonen von *Lacerta agilis*, bei welchen sich der Darm eben erst bis zu jener Stelle geschlossen hat, aus welcher sich später die Leber entwickelt, lassen sich im Ganzen vier größere paarige Venenstämme unterscheiden, die V. jugulares s. cardinales anteriores, die Venen der Urnieren oder V. cardinales posteriores, die V. omphalomesentericae, von denen, wie HOFMANN richtig angiebt, in so frühen Stadien (vgl. Schema 1) die linke beträchtlich stärker ist als die rechte, und die V. umbilicales. Die V. cardinales posteriores sind jedoch nur im caudalen Abschnitte der Urnieren als deutlich abgegrenzte, an der Dorsalseite dieser Organe längs verlaufende Venenstämme zu erkennen, weiter vorn gegen das Kopffende der Urniere ist ein dorsal verlaufender Längsvenenstamm nicht nachweisbar, hier strömt das Blut der Cardinalvenen in weiten, zwischen den Urnierenkanälchen gelegenen Bluträumen, die vielfach unter einander zusammenhängen, kopfwärts. Häufig läßt sich auch eine weitere Strombahn durch den ganzen vorderen Abschnitt der Urniere hindurch verfolgen, doch zeigt dieselbe keine bestimmte Lage zur Urniere, wie etwa die V. cardinalis posterior weiter rück-

¹ Morpholog. Jahrbuch. Bd. XVII. pag. 4. (Anm.)

wärts stets dorsal gelagert ist, sondern es lässt sich diese weitere Venenbahn, wenn sie ununterbrochen entwickelt ist, einmal an der lateralen Fläche, dann wieder im Inneren des Organs erkennen. Fig. 1 giebt nach einem Sagittalschnitt angefertigt ein gutes Bild dieser Verhältnisse. Es besteht also im vordersten Abschnitte der Urniere ein dieses Organ durchziehendes, wenn auch nicht sehr maschenreiches Venennetz, in welches die *V. cardinalis posterior* in Folge der schon frühzeitigen mächtigen Entwicklung dieses vordersten Abschnittes des Exkretionssystems aufgelöst erscheint, welches mittels zwei oder drei durch Urnierenkanäle von einander geschiedener Öffnungen sein Blut in die *V. jugularis* ergießt und mit derselben den *Ductus Cuvieri* bildet. In diesen ergießt sich hierauf die *V. umbilicalis* und *V. omphalomesenterica*, wie es den Anschein hat, mittels kurzen gemeinsamen Stammes (vgl. Schema 1), und der so gebildete Gefäßstamm bildet mit dem der Gegenseite zusammen den *Sinus venosus*. Das eigenthümliche Verhalten der *V. cardinalis* im vordersten Abschnitte der Urniere (vgl. Schema 8), der vielleicht der Vorniere der Amphibien entsprechen dürfte, erinnert unwillkürlich an das bei diesen Thieren beobachtete Verhalten der hinteren Cardinalvene, die dort ebenfalls zwischen den Schläuchen der Vorniere in ein Venennetz aufgelöst erscheint.

Die erste wichtige Veränderung erfolgt nun bei Embryonen, bei denen die ersten Leberschläuche sich entwickeln, im Gebiete der *V. omphalomesentericae*. Diese beiden Gefäße treten nämlich jetzt dorsal vom Darm, unmittelbar caudalwärts von einer Ausstülpung desselben, der Pankreasanlage, durch eine quere mächtige Anastomose (Fig. 3) mit einander in Verbindung (vgl. Schema 2). Caudalwärts von dieser Verbindung verlaufen die beiden Venen noch eine Strecke weit zu beiden Seiten des Darmrohres in die *Splanchnopleura* eingeschlossen, um endlich mit dem Übergang auf den Dottersack vom Darne abzubiegen. Die quere Verbindung zwischen den beiden *V. omphalomesentericae* ermöglicht nun dem Blute aus der starken linken *V. omphalomesenterica* (Fig. 3) den Übergang in den Leberabschnitt der rechten schwächeren Vene (Fig. 3), was wieder zur Folge hat, dass sich dieser Abschnitt des rechten Gefäßes erweitert, während der Leberabschnitt des linken Gefäßes keine Kaliberzunahme aufweist. Etwas später jedoch erscheint der Leberabschnitt der linken *V. omphalomesenterica* bereits bedeutend schwächer als der der rechten, was beweist, dass ein großer Theil des Blutes, welcher durch die linke *V. omphalomesenterica* aus dem

Dottersack herbeigeführt wird, auf dem Wege der Anastomose zwischen beiden V. omphalomesentericae in den Leberabschnitt der rechten V. omphalomesenterica gelangt und durch denselben dem Herzen zugeführt wird.

Die Leber nimmt nun in Folge des Auswachsens und der Neubildung von Leberschläuchen immer mehr an Volumen zu und zu gleicher Zeit bilden sich in ihr zwischen den Leberschläuchen zahlreiche Nebenbahnen der V. omphalomesentericae aus. Diese Nebenbahnen erscheinen besonders rechterseits zahlreich (Schema 3). Indem sich nun der Darm weiterhin caudalwärts immer mehr zu einem Rohre abschließt, kommen die beiden V. omphalomesentericae, dort, wo sie in früheren Stadien aus dem Fruchthof an die Seite der Darmrinne herantraten, auf eine kurze Strecke weit zur Aneinanderlagerung und hierauf zur Verschmelzung (Fig. 4). Es ist auf diese Weise ein Venenring (vgl. Schema 3) um den Darm herum gebildet, der jedoch in seinen einzelnen Theilen ungleiche Kaliberverhältnisse aufweist. Der aus der rechten V. omphalomesenterica hervorgegangene Schenkel des Ringes ist nämlich sehr schwach (Fig. 4), weil ja diese Vene von vorn herein viel schwächer ist als die linke, dagegen ist der linke Schenkel des Ringes, weil aus der stärkeren linken V. omphalomesenterica hervorgegangen, sehr stark, eben so wie der Theil des Ringes, der als Anastomose zwischen den beiden V. omphalomesentericae entstanden ist (Schema 3).

Die Leber nimmt nun immer größere Dimensionen an, und zwar hauptsächlich in demjenigen Antheil, welcher sich um die V. omphalomesenterica dextra herum gebildet hat, während der linke Leberabschnitt verhältnismäßig geringer entwickelt erscheint, was wohl auch mit der schon frühzeitig erfolgten Verlagerung jenes Darmabschnittes, aus welchem später der Magen hervorgeht, zusammenhängen dürfte. Dem entsprechend ist auch das Netzwerk von Gefäßröhren, welches aus der V. omphalomesenterica dextra seinen Ursprung nimmt, unvergleichlich mächtiger entwickelt als das der linken. Beide Venennetze treten jedoch durch weite Anastomosen, die späterhin zahlreicher werden, mit einander in Verbindung. In der Mehrzahl der Fälle war die zuerst unmittelbar kopfwärts vom Lebergang entstehende Verbindung so mächtig, dass sie eine Queranastomose zwischen den beiden V. omphalomesentericae innerhalb der Leber bildete (vgl. Schema 3).

Die oben geschilderte Ausbildung des Venenringes der V. omphalomesentericae um den Darm herum bildet nun den Übergang

zu einem Verhalten der *V. hepaticae advehentes*, wie er sich mit geringen, späterhin noch hinzutretenden Änderungen bis zum Ende des Embryonallebens erhält. Dieses Verhalten nun stellte sich in folgender Weise her: zunächst schwindet der aus der rechten *V. omphalomesenterica* hervorgegangene Antheil des Venenringes, der ohnehin, wie schon früher erwähnt wurde, von vorn herein sehr schwach war. Und zwar erfolgt der Schwund dieses Antheiles im unmittelbaren Anschluss an die Verschmelzung der beiden *V. omphalomesentericae* ventral vom Darm, so dass der Venenring, kaum gebildet, auch schon wieder unterbrochen ist. Jetzt vereinigen sich daher die beiden Dottervenen ventral vom Darm zu einem unpaaren Stamme, der an der linken Seite des Darmes vorbei caudalwärts von der Pankreasanlage an dessen Dorsalseite gelangt und von hier aus weiter an der rechten Seite des Darmes entlang sich in eine rechte *V. hepatica advehens* fortsetzt. Dort jedoch, wo die so entwickelte unpaare *V. omphalomesenterica* von der linken Seite des Darmes auf dessen dorsale übergeht, zweigt sich von ihr eine schwache Vene ab, die linkerseits in die Leber eindringt. Während aber diese linke *V. hepatica advehens* vollständig in das Venennetz des linken Leberabschnittes zerfällt, lässt sich die als Fortsetzung des unpaaren Stammes der *V. omphalomesenterica* imponirende *V. hepatica advehens dextra*, wenn auch durch die Abgabe zahlreicher Seitenzweige geschwächt, durch die Leber hindurch verfolgen, und erhält an dem Kopfe derselben durch die Aufnahme zahlreicher, das Blut aus dem Venennetz der Leber rückführender Zweige, unter denen besonders einer, der an dem rechten Rande der Leber auf Querschnitten durch seine Stärke hervortritt, ihr ursprüngliches Kaliber wieder. Linkerseits münden gewöhnlich eine oder zwei neben einander gelegene Venen als *V. hepaticae revehentes* in den *Ductus Cuvieri sinister* ein. Während also der Leberabschnitt der rechten *V. omphalomesenterica* noch längere Zeit durch die Leber hindurch zu verfolgen ist, wurde der der linken *V. omphalomesenterica* schon früher unterbrochen, und es haben sich von ihm nur zwei Abschnitte als *V. hepatica advehens* und *revehens sinistra* erhalten. Bald aber, kurz nach der Vernichtung des Venenringes, bildet sich auch die *V. hepatica advehens sinistra* vollständig zurück (vgl. Schema 2) und noch etwas später auch die *V. hepatica revehens sinistra* (vgl. Schema 5), indem das Blut aus dem Venennetz des linken Leberabschnittes durch die nun zahlreich vorhandenen Anastomosen in die *V. hepaticae revehentes* der rechten Seite übergeführt wird, wess-

halb es zu einem allmählichen Verschluss der Mündungsstrecke der *V. hepatica revehens sinistra* in den *Ductus Cuvieri* kommt. Dieser Process dürfte aber auch noch dadurch beschleunigt werden, dass sich der *Sinus venosus* allmählich von der Leber abschnürt und gegen dieses Organ hin eine selbständige Wand erhält, die er früher nicht besessen hatte.

Es besteht somit für die spätere Zeit des Embryonallebens nur eine *V. hepatica advehens*, welche genetisch aus dem verschmolzenen Abschnitt der beiden *V. omphalomesentericae*, der an der ventralen Seite des Darmes gelegen war, dann aus dem Abschnitte der linken *V. omphalomesenterica*, der den linken Schenkel des Venenringes bildete, weiter aus der ursprünglichen Anastomose zwischen beiden *V. omphalomesentericae* und schließlich aus dem Leberabschnitt und dem centralen Endstück der *V. omphalomesenterica dextra* hervorgegangen ist, während Theile der rechten sowie der linken *V. omphalomesenterica* zu Grunde gegangen sind. — Die komplette Auflösung des Leberabschnittes der rechten *V. omphalomesenterica* in ein Venennetz erfolgt etwas später und soll auf die Verhältnisse der Venen im Inneren der Leber weiter unten nochmals zurückgekommen werden. —

Während sich die geschilderten Veränderungen im Gebiete der *V. omphalomesentericae* vollziehen nimmt die Urniere immer mehr an Masse zu und in Folge dessen treten auch ihre Venen, die hinteren Cardinalvenen, immer stärker hervor, ohne dass sich sonst an ihrem Verhalten zur Urniere etwas geändert hätte. Außer dem Blut aus den Urnieren nehmen sie die Reihe der segmentalen Venen vom Zusammenflusse mit der *V. jugularis* an bis an die Schwanzwurzel hin und außerdem die in solchen Stadien schon deutlich erkennbare *V. ischiadica* auf (vgl. Schema S), lassen sich jedoch ursprünglich nicht weiter wie bis an die Schwanzwurzel hin verfolgen. Wenn daher HOFMANN angiebt sie seien schon von vorn herein die Fortsetzungen der Caudalvene, so ist dies unrichtig. Die Caudalvene ergießt vielmehr ihr Blut in ein anderes Venenpaar, welches schon in einem Stadium aufzufinden ist, in welchem sich die beiden *V. omphalomesentericae* eben durch eine Queranastomose verbunden haben. Dieses Venenpaar tritt zuerst im hinteren Abschnitte der Urniere an der medialen Seite dieses Organs verlaufend auf und lässt sich von der Abgangsstelle der *A. omphalomesenterica* aus der Aorta an zunächst nur bis an das hintere Ende der Urniere und weiter an der medialen Seite des Urnierenganges eine Strecke weit nach rück-

wärts verfolgen. Sobald jedoch der Schwanz an Größe und Stärke zugenommen hat und in ihm eine Vene, die *V. caudalis* erkennbar wird, setzt sich diese vgl. Schema 8, indem sie sich dorsal vom Darne etwas kopfwärts von seinem blinden Hinterende gabelt, in diese beiden Venen, die hinten an der medialen Seite des Urnierenganges im Gebiete der Urniere an deren medialer Seite (vgl. Fig. 5) gefunden werden und nun schon über die Abgangsstelle der *A. omphalomesenterica* an diesen Organen nach vorn gewachsen sind, fest. Zur Zeit, in der der Venenring der *V. omphalomesentericae* gebildet ist, zeigen diese beiden Venen schon eine bedeutende Mächtigkeit und rücken einander dadurch näher, dass die Gewebsbrücke zwischen ihnen durch ihre Erweiterung immer mehr und mehr eingeengt wird. In ihrem vordersten Abschnitte verschmelzen sie hierauf mit einander und bilden einen kurzen ventralwärts von der Aorta und kopfwärts von der Abgangsstelle der *A. omphalomesenterica* genau median gelagerten Venenstamm, der vorn blind zu endigen scheint. Thatsächlich hängen jedoch die Venen sowohl in ihrem paarigen, als auch in ihrem verschmolzenen Abschnitte mit dem Venennetze der Urniere zusammen und es kann wohl keinen Augenblick zweifelhaft sein, dass wir es hier mit zuführenden Venen der Urniere zu thun haben, die in der *V. caudalis* wurzeln.

Dieses Pfortadersystem der Urniere stellt jedoch nur einen ganz vorübergehenden Zustand dar, welcher zu bestehen aufhört, sobald sich eine Verbindung des Gebietes der *V. omphalomesenterica* mit dem unpaaren Abschnitte der beiden früher erwähnten Venen herstellt. Diese Verbindung ist durch zwei Bildungen vorbereitet. Erstens durch die Entwicklung des von mir so benannten Gekröses der hinteren Hohlvene, dessen Entwicklung von HOFMANN (17) in ausführlicher Weise geschildert wurde, und durch die schon früher erwähnte Entwicklung eines starken Seitenzweiges der *V. omphalomesenterica* in dem rechten Rande der Leber. Hat nämlich das Hohlvenengekröse an der Leber eine bestimmte Stelle erreicht und so dieses Organ mit der hinteren Bauchwand bis dahin in Verbindung gesetzt, wo sich das vordere Ende des verschmolzenen Abschnittes der früher beschriebenen zuführenden Urnierenvenen befindet, dann tritt rasch eine Verbindung dieses Gefäßes mit dem früher erwähnten starken, zuführenden Aste der *V. omphalomesenterica* ein, die dazu führt, dass nun das Blut der Urniere auf einem kürzeren Wege als früher durch das Endstück der *V. omphalomesenterica* dem Herzen zugeführt werden kann. Damit ist jener Venenstamm gebildet, den

wir als hintere Hohlvene bezeichnen (vgl. Schema 4). Dieses Gefäß erweitert sich nun sehr rasch, und es gewinnt immer mehr den Anschein, da es in das centrale Endstück der V. omphalomesenterica mündet, als wäre das letztere seine direkte Fortsetzung (vgl. Schema 5 und 6). Dies wird noch dadurch unterstützt, dass der Stamm der V. omphalomesenterica innerhalb der Leber allmählich in mehrere stärkere und schwächere Venenbahnen zerfällt wird, so dass ein fortlaufender Stamm der V. omphalomesenterica (dextra) innerhalb der Leber nicht mehr verfolgt werden kann. In Folge dessen wird das Endstück der V. omphalomesenterica dextra zum Endstücke der V. cava inferior und ist späterhin eine Grenze zwischen dem selbständig entstandenen Abschnitt der V. cava inferior und dem aus der V. omphalomesenterica dextra hervorgegangenen nicht mehr nachzuweisen. Die V. cava inferior ist jetzt V. renalis revehens und nur wenig Blut gelangt mehr auf dem ursprünglichen Wege aus den Urnieren zum Herzen.

Die beiden paarigen Wurzeläste der V. cava inferior, die ihrerseits wieder in der V. caudalis wurzeln (vgl. Schema 9), sind inzwischen noch weiter caudalwärts mit einander verschmolzen. Diesem Verschmelzungsprocess kann auch die zwischen beiden Venen gelegene A. omphalomesenterica kein Hindernis entgegensetzen, indem auch caudalwärts von diesem Gefäß die Venen mit einander verschmelzen (vgl. Fig. 6 *V.r.U.c.*), so dass nun die A. omphalomesenterica mitten durch den jetzt unpaaren Urnierenabschnitt der hinteren Hohlvene hindurchgeht (Schema 9). Die Verschmelzung der beiden Wurzeläste der hinteren Hohlvene erstreckt sich jedoch keineswegs über die ganze Länge dieser Gefäße, sondern endet in einiger Entfernung caudalwärts von der Durchbruchsstelle der A. omphalomesenterica.

Dort wo die hintere Hohlvene die Urnieren verlässt, um ins Hohlvenengekröse überzugehen, mündet in sie rechts und links je eine kurze, dem medialen Rande des kopfwärts von dieser Stelle gelegenen Abschnittes der Urniere angeschlossene Vene, die in späteren Stadien noch an Länge gewinnt, sie führt das Blut aus den vorderen Abschnitten der Urniere der hinteren Hohlvene zu. Nun giebt die V. caudalis, welche ja in diesen Stadien ihr Blut in die beiden Wurzeläste der hinteren Hohlvene ergießt, ihre Beziehung zu diesen Gefäßen auf, indem sie durch eine Anastomose (vgl. Schema 10) ihrer beiden Äste mit den Cardinalvenen der beiden Seiten in Verbindung tritt. Diese Anastomose liegt jederseits dorsal vom Urnieren-

gang und unmittelbar caudalwärts von dem eben erst als Knospe aus dem Urnierengang hervorsprossenden Ureter. Sie weitet sich sehr rasch aus, während die an der medialen Seite des Urnierenganges gelegenen Zweige der Caudalvene eben so rasch kopfwärts von der Abgangsstelle der Anastomose sich verengern und zu Grunde gehen. So findet man daher erst in verhältnismäßig vorgeschrittenen Stadien die Caudalvene als Wurzel der hinteren Cardinalvenen. Die Wurzeläste der hinteren Hohlvene aber reichen, nachdem sich dieser Anschluss der Caudalvene an die hinteren Cardinalvenen vollzogen hat, nur noch bis an die hinteren Enden der Urniere. Zur alleinigen V. revehens der Urniere wird jedoch die hintere Hohlvene erst dann, wenn der vorderste Abschnitt der Urniere sich zurückbildet und in Folge dessen die ursprüngliche Mündung der hinteren Cardinalvene zu Grunde geht. Dadurch wird die V. cardinalis posterior mit ihren aus dem Rumpfe der hinteren Extremitäten und dem Schwanze stammenden Zweigen zur zuführenden Vene der Urnieren. Während sich nun im Gebiete der übrigen Venen die geschilderten eingreifenden Veränderungen vollzogen haben, erhalten die V. umbilicales ihre ursprünglichen Beziehungen zum Ductus Cuvieri aufrecht. Bald jedoch, nachdem die V. cava inferior gebildet ist, machen sich auch im Gebiete der V. umbilicales Änderungen geltend, die jedoch nicht besprochen werden können, ohne dass, wenn auch nur mit wenigen Worten, auf die Verhältnisse der Perikardialhöhle eingegangen werden müsste.

Die Perikardialhöhle steht nämlich bei Embryonen von *Lacerta agilis* von der Zeit der Ausbildung der Anastomose zwischen den beiden V. omphalomesentericae an bis zu der Zeit der gleich zu schildernden Veränderungen nicht nur dorsal vom Ductus Cuvieri, sondern auch ventral von demselben mit der übrigen Leibeshöhle in Verbindung. Eine primäre Verbindung zwischen Leber und vorderer Bauchwand, also ein vollständiges ventrales Darmgekröse, erhält sich nur im Bereiche einer kurzen Strecke der vorderen Leberfläche in der Mittellinie dort, wo später die Gallenblasenanlage gelegen ist. Zwischen dem gekrösefreien Theil der ventralen Leberfläche, dem Kopfe des Lebergekröses und der vorderen Bauchwand lagert die Ventrikelabtheilung des Herzens. Die ventral vom Ductus Cuvieri und der Leber befindlichen Kommunikationsöffnungen der Perikardialhöhle mit der Pleuroperitonealhöhle erfahren zunächst dadurch eine Einengung, dass jederseits von der Einmündungsstelle der V. umbilicalis in den Ductus Cuvieri ausgehend eine Falte entsteht, welche

auf die Leber übergreifend das Kopfende dieses Organs mit der Leibeswand verbindet. In diese beiden Falten rücken nun die V. umbilicales hinein. Dabei hat sich die Mündung der V. umbilicalis noch etwas weiter vom D. Cuvieri entfernt und erfolgt in das Endstück der Vena cava inferior, bevor diese in den Sinus venosus ein-geht, und auch linkerseits erfolgt wegen der allmählich weiter-schreitenden Abschnürung des Sinus venosus von der Leber eine nicht unbedeutende Verschiebung der Mündung der V. umbilicalis sinistra gegen die Mittellinie. Zugleich erscheint die rechte V. um-bilicalis weiter (Schema 5) als die linke, weil die Abflussbedingungen aus der rechten günstigere zu sein scheinen als aus der linken.

Die Ausbildung der beiden früher beschriebenen Falten, welche mit ihrem freien, medianwärts gerichteten Rande zwischen Leber und Herzventrikel hineinragen, macht nun rapide Fortschritte. Zu-nächst vereinigen sie sich an ihrem caudalen Ende mit einander und mit dem ventralen Lebergekröse, und bilden so mit der vorderen Bauchwand eine Nische, in welche der caudalste Abschnitt des Herz-ventrikels eingelagert ist. Nun wachsen sie immer weiter aus, ver-binden sich immer weiter nach rückwärts mit der Leber und bilden schließlich mit der vorderen Bauchwand eine Tasche, in die der Herzventrikel aufgenommen ist und die nurmehr durch zwei kleine, zwischen Faltenrand und Leber befindliche Öffnungen von der Pleuro-peritonealhöhle aus zugänglich ist. Indem endlich die konkaven Ränder der Falten mit der ventralen Leberfläche verschmelzen, voll-zieht sich der Abschluss der Perikardialhöhle gegen die übrige Leibes-höhle in diesem ihrem Abschnitte.

Wie sich die Kommunikation der Perikardialhöhle mit der übrigen Leibeshöhle in früheren Entwicklungsstadien verhält, dies zu schil-dern liegt außerhalb des Rahmens dieser Arbeit, auch hat RAVN (40) eine ziemlich eingehende Schilderung dieser Verhältnisse in frühen Entwicklungsstadien geliefert. Nur so viel sei noch erwähnt, dass auch bei Embryonen von *Lacerta viridis*, *Tropidonotus natrix* und dem Hühnchen eine ähnliche Beziehung der Perikardialhöhle zur Pleuroperitonealhöhle sich feststellen lässt.

Durch diesen Process der Abschließung der Perikardialhöhle, nach rückwärts, der zu einer Verbindung der Leber mit der vorderen Bauchwand auch kopfwärts von dem erhalten gebliebenen Abschnitte des primären ventralen Lebergekröses führt, ist die Möglichkeit für eine Änderung der Abflussbahn der Umbilicalvenen gegeben. Und in der That lässt sich erkennen, dass, während der geschilderte Pro-

cess sich abspielt, zunächst die linke Umbilicalvene in ihrem centralen Endstück sehr schwach wird, während ein Ast von ihr auf dem Wege der linken Verbindung zwischen Bauchwand und Leber in dieses Organ eindringt, sich mit dem Netz der Lebervenen in Verbindung setzt und so den Abfluss des Blutes aus der linken Umbilicalvene durch das Netz der Lebervenen hindurch gegen die hintere Hohlvene ermöglicht. Der in die Leber eindringende Ast der *V. umbilicalis sinistra* erweitert sich nun sehr rasch und eben so eine Bahn im Netze der Lebervenen, so dass nun das Blut aus der Umbilicalvene direkt in die *V. cava inferior* durch die Leber hindurch abströmen kann (vgl. Schema 6 und Fig. 8), was weiter zur Folge hat, dass die centrale Endstrecke der *V. umbilicalis sinistra* und ihre Mündung in den Sinus Cuvieri zu Grunde geht. Durch diese Änderung der Abflussbahn werden die Abflussbedingungen für das Blut aus der *V. umbilicalis sinistra* wieder günstigere und das Gefäß übertrifft in Folge dessen das der rechten Seite wieder sehr bald an Weite (Schema 6). Da aber die beiden Umbilicalvenen am Nabel mit einander zusammenhängen, üben diese günstigeren Abflussbedingungen für das Blut der linken *V. umbilicalis* auch einen Einfluss auf die *V. umbilicalis dextra* aus, in der Weise, dass, nachdem die Hauptmasse des Blutes aus der Allantois der linken *V. umbilicalis* zufließt, der centrale Abschnitt der rechten immer enger und enger wird und schließlich vollkommen zu Grunde geht, während der in der Bauchwand verlaufende Theil des Gefäßes noch längere Zeit erhalten bleibt, wobei man sich, da er Zweige auch aus der Bauchwand aufnimmt, denken muss, dass sich in ihm die Richtung des Blutstromes gegen den Nabel hin umgekehrt habe.

In diesen Stadien beziehen die Umbilicalvenen ihr Blut außer aus ihren Allantoiszweigen auch aus einer größeren Zahl von Bauchwandvenen. Außerdem hängen sie jederseits caudalwärts vom Nabel durch einen ziemlich mächtigen Zweig mit der Seitenrumpfvene (*V. epigastrica* HOFMANN), die ich an anderer Stelle beschrieben habe¹, zusammen, kurz bevor dieses Gefäß in die *V. cardinalis posterior* mündet, so dass auf diese Weise eine Verbindung zwischen Umbilicalvenen und *V. cardinales* hergestellt erscheint.

Der zwischen Nabel und Leber gelegene Abschnitt der rechten Umbilicalvene wird nun immer unbedeutender und kürzer, indem sein centrales Ende sich immer weiter zurückbildet, wohingegen die

¹ Morpholog. Jahrbuch. Bd. XVII. pag. 5 u. folg.

linke Umbilicalvene sowohl in ihrem in der Bauchwand gelegenen Abschnitt, als auch in ihrem Leberabschnitt fortwährend an Mächtigkeit zunimmt. Zugleich verschiebt sich das Gefäß gegen die Mittellinie, bis es schließlich das ventrale Lebergekröse erreicht hat. Dieses hat, indem es in die Länge gewachsen ist, den caudalen Rand der Leber erreicht und sich mit dem freien Rande des ventralen Darmgekröses, in welchem der Ductus choledochus gelegen ist, in Verbindung gesetzt.

Bevor nun die definitiven Ausgestaltungen, die die Venen, welche zur Leber in Beziehung treten, erfahren, geschildert werden können, müssen die weiteren Veränderungen im System der Cardinalvenen und der hinteren Hohlvene besprochen werden. Vor Allem ist zu erwähnen, dass sich um die hintere Hohlvene herum auf dem größten Theil der Strecke ihres Verlaufes im Hohlvenengekröse im Zusammenhang mit der übrigen Leber ein Fortsatz dieses Organs entwickelt, welcher dem analogen Fortsatz bei den Amphibien entspricht und als Hohlvenenfortsatz der Leber zu bezeichnen ist. Dieser Fortsatz treibt dann einen anderen kopfwärts aus, welcher dort, wo die Urniere an die hintere Bauchwand befestigt ist, festhaftet, mit dem Hohlvenengekröse jedoch nicht in direkter Verbindung steht, sondern dessen lateraler Fläche anliegt und mit einer kopfwärts gerichteten Spitze endigt. Zwischen diesen Fortsatz und die Leber lagert sich später das caudale Ende der rechten Lunge ein.

Die Urnieren beginnen nun zunächst in ihrem vorderen Abschnitte sich von der hinteren Bauchwand zu isoliren, indem der Bezirk, im Bereiche dessen sie aufsitzen, immer schmaler wird. Schließlich geben sie vorn zunächst, dann auch weiter nach rückwärts, den Kontakt mit der hinteren Bauchwand vollständig auf und hängen mit derselben nur mehr durch ein Gekröse, das Urniergekröse, zusammen. Diese Abschnürung der Urnieren von der hinteren Bauchwand bedingt nun eine Reihe von Abänderungen im Gebiete des Venensystems dieser Organe. Während man in früheren Stadien (Fig. 6) einen unpaaren Venenstamm (Urnierenabschnitt der hinteren Hohlvene) (*V.v.c.U.*) zwischen beiden Urnieren verlaufen sah, der sich erst ziemlich weit nach hinten gabelte, vorn von der medialen Seite des Kopfendes jeder Urniere einen Ast aufnahm und von der A. omphalomesenterica durchbohrt wurde (Schema 11), sieht man, wenn die Urnieren von der hinteren Bauchwand abgeschnürt sind und mit ihr durch ein Gekröse zusammenhängen, die hintere Hohlvene, nachdem sie die Lebersubstanz (Hohlvenenfortsatz) verlassen hat, an die

mediale Seite der rechten Urniere angeschlossen bis an die Abgangsstelle der *A. omphalomesenterica* verlaufen, unmittelbar caudalwärts von derselben aber sich in zwei Äste theilen (Schema 12). Der eine dieser beiden Äste, die *V. revehens dextra* der Urniere, lässt sich in der Fortsetzung des Hauptstammes caudalwärts verfolgen und liegt der medialen Seite der Urniere angeschlossen; der andere Ast, die *V. revehens sinistra*, biegt in rechtem Winkel vom Hauptstamme nach links hin ab, kreuzt die Wurzel der *A. omphalomesenterica* an dem caudalwärts gerichteten Theil ihrer Circumferenz und folgt, nachdem er einen ziemlich mächtigen Zweig von der medialen Seite des Kopfendes der linken Urniere aufgenommen hat, der an der linken Seite der *A. omphalomesenterica* vorbeikommt, der medialen Seite der linken Urniere schwanzwärts. Die Vene, welche vom Kopfende der rechten Urniere das Blut zurückführt, mündet dagegen direkt in den Stamm der hinteren Hohlvene ein.

Dieser Zustand entwickelt sich aus dem früher geschilderten in folgender Weise. Die allmähliche Abschnürung der Urniere von der hinteren Bauchwand beginnt am Kopfende dieses Organs und schreitet nach rückwärts zu vor. Dabei entfernen sich die beiden Urnieren zuerst vorn von einander, was eine Zunahme der Gewebsmassen zwischen ihnen und eine Verbreiterung des kopfwärts von der Abgangsstelle der *A. omphalomesenterica* gelegenen, unpaaren Hohlvenenabschnittes zur Folge hat. Das Gewebe zwischen den Kopfenden der Urnieren dringt nun caudalwärts gegen den Winkel, der die aus dem Kopfabschnitt der linken Urniere herkommende Vene mit dem Hauptstamme der hinteren Hohlvene bildet, vor, drängt die Hohlvene immer mehr an die rechte Urniere und bedingt durch ihr caudalwärts Wachsen zugleich eine Verschiebung der Einmündungsstelle des ersteren Gefäßes in das letztere, oder spaltet vielmehr das eine von dem anderen allmählich ab, so dass der unpaare median gelagerte Abschnitt der hinteren Hohlvene kopfwärts von der Durchbruchsstelle der *A. omphalomesenterica* nur mehr ganz kurz und in die Breite getrieben, mehr wie eine Anastomose zwischen *V. revehens anterior sinistra* der Urniere und *V. cava inferior* aussieht (vgl. Schema 11). Endlich kommt es aber auch zu einer Unterbrechung dieser Verbindung, und nun mündet die *V. revehens anterior sinistra* der Urniere in den caudalwärts von der *A. omphalomesenterica* noch unpaaren median gelagerten Urnierenabschnitt der hinteren Hohlvene ein, und liegt daher mit ihrem Endstück der linken Seite der Arterie an. Die *V. revehens sinistra*

anterior der Urniere ist in Folge dieses Vorganges beträchtlich länger geworden, während die gleiche Vene der rechten Seite ihre ursprünglichen Mündungsverhältnisse beibehalten hat und in Folge dessen viel kürzer ist als die linke.

Indem sich aber auch weiter rückwärts die beiden Urnieren von einander entfernen und sich allmählich ein Gekröse derselben entwickelt, kommt es zu einer von hinten nach vorn zu fortschreitenden Spaltung des gemeinsamen Stammes der *V. revehentes posteriores* der Urniere, die schließlich dazu führt, dass ein unpaarer Stamm nur unmittelbar caudalwärts von der Abgangsstelle der *A. omphalomesenterica* existirt, in den die beiden *V. revehentes posteriores* und die *V. revehens anterior sinistra* einmünden. Indem die Isolirung der Urnieren weitere Fortschritte macht, wird dann dieser kurze Stamm in die Breite gezogen und der Zustand hergestellt, der früher beschrieben wurde, in welchem die *V. cava inferior* aus dem Zusammenfluss zweier Stämme gebildet erscheint, von denen der eine in der Fortsetzung des Hauptstammes an der medialen Seite der rechten Urniere gelegen ist, während der andere das Blut der linken Urniere nach rechts hinüberbringt (vgl. Schema 12). Dass der Abschnürungsprocess als ursächliches Moment für die Spaltung des unpaaren Urnierenabschnittes der hinteren Hohlvene anzusehen ist, geht ohne Weiteres aus der Betrachtung und Vergleichung der Figuren 6 und 7 auf Tafel XV hervor.

Mindestens eben so wichtige Veränderungen wie an den *V. revehentes* der Urniere machen sich auch an den *V. advehentes* dieses Organs, den erhalten gebliebenen Abschnitten der hinteren Cardinalvenen geltend. Ursprünglich liegen diese Gefäße an der Dorsalseite der Urnieren und stets dorsal vom Urnierengange. Später werden sie an dem caudalen Abschnitte dieses Organs durch das Wachsthum der Urnienenschläuche mehr an die laterale Seite gedrängt, behalten jedoch ihre dorsale Lage zum Urnierengange bei. Caudal von der Urniere legen sie sich mehr an die laterale Seite dieses Ganges an, und hier nehmen sie auch die *V. ischiadicæ* auf, während die Seitenrumpfvene in geringer Entfernung kopfwärts von diesen Gefäßen ihr Blut in sie ergießt. Indem nun die bleibenden Nieren im Anschlusse an den aus dem Urnierengang hervorsprossenden Ureter sich entwickeln und sich dorsal vom Urnierengange ausbreiten, kommen die Cardinalvenen in ihrem hintersten Abschnitt an die ventrale Fläche der Nieren zu liegen, weiter vorn, etwa in der Gegend der Einmündung der *V. ischiadicæ*, werden sie mehr an die lateralen

Flächen dieser Organe gedrängt. Es biegen demnach die hinteren Cardinalvenen, wenn die Nieren bereits eine gewisse Ausbildung erlangt haben, von der ventralen an die laterale Seite der Organe herüber und betten sich, wenn die Nieren immer mehr an Volumen zunehmen, eine Strecke weit in quere, rinnenförmige Vertiefungen dieser Organe ein. Mit der Breitenzunahme der Nieren kommen auch die *V. ischiadicae* zur Anlagerung an deren laterale Flächen. Zweige der *V. cardinales* dringen in die Nieren ein (*V. renales advehentes*).

Die beiden Wurzeläste der *V. cava inferior* verlängern sich in zwischen ventral von der Aorta nach rückwärts und kommen an die mediale Seite jeder Niere zu liegen, wo sie weiter caudalwärts zu einem gemeinschaftlichen Stamme verschmelzen, der, indem die beiden Nierenanlagen ventral von ihm verschmelzen, zwischen die so entstandene Verschmelzungsbrücke und die Aorta caudalis zu liegen kommt. Da aber die verschmolzenen Nierenanlagen auch caudalwärts auswachsen, drängt ihr konisches Ende die *V. caudalis* von der Aorta caudalis ab, und es kommt so die Theilungsstelle der *V. caudalis* an die ventrale Seite des gemeinschaftlichen caudalen Endes beider Nieren zu liegen, während sie früher zwar auch ventral, aber zwischen den hinteren Enden der beiden Nierenanlagen gelegen war.

Dadurch, dass das Venennetz aus dem vordersten Abschnitte der Urniere seine Abflussbahn in den Ductus Cuvieri verliert, und dadurch, dass sich die Urniere in ihrem vordersten Abschnitte rückbildet, werden nach und nach eine Reihe segmentaler (Intercostal-) Venen außer Verbindung mit den Venen der Urniere gesetzt und setzen sich unter einander durch eine an den Seiten der Wirbel und ventral von den Ansätzen der Rippenanlagen verlaufende Kette von Anastomosen in Verbindung. Die so gebildete Anastomosenkette, welche mit dem fortschreitenden Zurückweichen der Urnieren an Länge zunimmt, mündet in die *V. subclavia* dort ein, wo sie sich in die *V. jugularis* ergießt. Ein zweites Moment, welches die Entwicklung dieser Anastomosenketten begünstigt, besteht in der Bildung des Urnierengekrüses. Durch die Abschnürung der Urnieren von der hinteren Bauchwand kommen nämlich die in die hinteren Cardinalvenen mündenden segmentalen Venen unter sehr ungünstige Existenzbedingungen und verlieren zum Theil (die vorderen), nachdem sie sich längs der Wirbelsäule durch Anastomosen unter einander in Verbindung gesetzt haben, ihren Zusammenhang mit den Cardinalvenen, und nur einzelne von den weiter caudalwärts gelegenen

behalten diese Beziehung bei, müssen aber natürlich das Gekröse der Urniere passieren. So dehnt sich allmählich die Anastomosenkette der segmentalen Venen nach rückwärts (bis nach den Verhältnissen bei *Lacerta viridis* [ad. zu schließen, auf die Vene des fünften oder sechsten kopfwärts vom Becken gelegenen Segmentes) aus, und außerdem entwickeln sich auch noch zwischen der Anastomosenkette (V. vertebralis posterior) der einen und der anderen Seite quere, ventral von den Wirbelkörpern verlaufende Anastomososen.

Außer den Verbindungen, welche die V. vertebrales mit den V. cardinales aufweisen und welche in der hinteren Körperregion erhalten sind, hat sich eine Verbindung der V. vertebralis posterior dextra mit dem Pfortadernetze jenes Fortsatzes der Leber hergestellt, welcher früher als ein kopfwärts gerichteter Auswuchs des Hohlvenenfortsatzes der Leber bezeichnet wurde. Diese Verbindung wird gewöhnlich durch einen, häufig aber auch durch zwei Zweige vermittelt, welche in den Leberlappen dort eintreten, wo er an der hinteren Bauchwand befestigt ist, und diese Venen stellen dann V. advehentes der Leber dar, welche passend als V. advehens vertebralis hepatis bezeichnet werden können. So fand ich die Verhältnisse der Vertebralvenen bei den ältesten von mir untersuchten Embryonen, die der Reife schon recht nahe waren (ältester Embryo 41 Tage nach dem Ablegen des Eies), vor, und lassen sich aus den geschilderten Befunden die fertigen Verhältnisse, wie sie bei *Lacerta viridis* festgestellt werden konnten und auf die später zurückgekommen werden soll, in ungezwungener Weise ableiten.

Sehr beträchtliche Veränderungen zeigen sich an den Venen, welche innerhalb der Leber verlaufen, mit einer einzigen Ausnahme der V. cava inferior nämlich, die, wenn sie einmal gebildet ist, nunmehr an Länge und Weite zunimmt und neue Äste gewinnt, die ihr das Blut aus der Leber zuführen. Die Art und Weise, wie die V. umbilicalis sinistra mit dem vordersten Abschnitte der V. cava inferior in Verbindung tritt, wurde geschildert und es ist nur noch hinzuzufügen, dass die Mündung dieses Gefäßes in die hintere Hohlvene, die ursprünglich einfach war (Fig. 8, in späteren Stadien in der Mehrzahl der Fälle keine einfache mehr ist, sondern durch zwei bis vier kurze, weite, durch Lebersubstanzbrücken von einander geschiedene Kanäle vermittelt wird.

Bald nachdem sich der Leberabschnitt der Umbilicalvene entwickelt hat, entsteht durch eine Ausweitung bereits vorhandener, enger Venenbahnen von dem innerhalb der Leber befindlichen Ab-

schneidet die V. omphalomesenterica aus eine Verbindung dieses Gefäßes mit dem Leberabschnitt der Umbilicalvene. Dieses Verbindungsgefäß hat, wie dies besonders an Querschnittserien zu erkennen ist, seine Lage meist an der linken, zum Theil auch an der dorsalen Seite der Gallenblase, und mündet nahe der ventralen Fläche der Leber in den Leberabschnitt der Umbilicalvene ein (vgl. Schema 6 und 7). Zu gleicher Zeit entstehen, wahrscheinlich durch Ausweitung schon vorhandener Bahnen, die Zweige der Vena omphalomesenterica, der V. umbilicalis und der V. cava inferior. Unter den Ästen der V. cava inferior tritt besonders ein mächtiger Zweig hervor, welcher, aus dem linken Leberlappen kommend, dorsal von dem Leberabschnitt der Umbilicalvene, diesen kreuzend (was im Schema nicht gut ersichtlich gemacht werden konnte), vorbei verläuft, jedoch in keiner Verbindung mit diesem steht. Diese Vene kann passend, da sie den größten Theil des Blutes aus dem linken Leberlappen führt, als V. hepatica revehens sinistra bezeichnet werden.

Die an der linken und dorsalen Seite der Gallenblase verlaufende, mächtige Verbindung zwischen V. omphalomesenterica und dem Leberabschnitt der Umbilicalvene besteht noch bei den beiden ältesten von mir untersuchten Embryonen (35 und 41 Tage) nach dem Ablegen des Eies, so dass auch in späteren Stadien durchaus nicht alles Blut der V. omphalomesenterica das Kapillarnetz der Leber zu passiren hat, um ins Herz zu gelangen. Die Umbilicalvene giebt auf ihrem Wege durch die Leber zahlreiche Zweige ab, fungirt also auch als V. hepatica advehens, und so erscheint sie kurz vor ihrer Einmündung in die V. cava inferior etwas schwächer als an der Stelle, an welcher sie in die Leber eindringt. Jedenfalls erhält sich die direkte Verbindung der Umbilicalvene mit der hinteren Hohlvene und damit die Möglichkeit des Überströmens von Blut aus der Umbilicalvene direkt in die Hohlvene bis kurze Zeit vor dem Auschlüpfen aus dem Eie.

Dass die Umbilicalvene eine Verschiebung gegen die Medianebene hin erleidet, wurde bereits erwähnt; außerdem bettet sich diese Vene aber auch (ein Process, der vorn beginnt und nach hinten zu fortschreitet) immer mehr in das ventrale Lebergekröse ein und gräbt sich eine Furche in der ventralen Fläche der Leber. Ja die Umbilicalvene kann sogar, wenn der Magen sich auszudehnen beginnt, mit der Leber nach rechts hin verschoben werden. Das stärkere Längenwachsthum des kopfwärts von der Gallenblase gelegenen

Leberabschnittes erweckt zugleich den Eindruck, als würde ein immer größerer Abschnitt der Umbilicalvene in die Lebersubstanz aufgenommen werden. Dies scheint mir jedoch nicht der Fall zu sein, sondern es scheint mir vielmehr die größere Länge des Leberabschnittes der Umbilicalvene und seine Lageveränderung, denn auch eine solche lässt sich feststellen, durch die eigenen Wachstumsverhältnisse desjenigen Leberabschnittes, in welchen er eingelagert ist, bedingt zu sein.

In hohem Grade schwierig gestaltete sich das Verfolgen der Entwicklung der Bauchwandvenen und der beim erwachsenen Thiere sogenannten V. abdominalis, weil man zu diesem Zwecke verhältnismäßig weit entwickelte Embryonen untersuchen muss, die, wenn ihre Blutgefäße nicht prall und in allen Theilen gefüllt sind, stets nur fragmentarische Resultate ergeben. Es mag dies zur Entschuldigung dafür dienen, dass es mir nicht gelungen ist, vollkommene Klarheit auch mit Rücksicht auf die Genese dieser Venen zu erhalten. Schon zu einer Zeit, wo sich der ventrale Abschnitt der Perikardialhöhle eben erst gegen die Leibeshöhle zu abgeschlossen hat, bemerkt man in der Mittellinie der ventralen Leibeswand einen Venenstamm, der nach kurzem Verlaufe in die V. umbilicalis sinistra oder auch dextra mündet. Bei einem etwas älteren Embryo (aus einem 22 Tage abgelegten Ei) sehe ich diesen medianen Venenstamm unmittelbar hinter dem Herzen durch das kurze ventrale Lebergekröse in das Venennetz der Leber übergehen, während er hinten auf dem gleichen Wege mit der V. umbilicalis (sin.) dort zusammenhängt, wo dieselbe in die Lebersubstanz eintritt. Bei einem schon sehr weit entwickelten Embryo (vom 31. Tag nach dem Ablegen der Eier mit deutlicher Schuppenzeichnung) finde ich endlich eine Reihe von vier auf einander folgenden, in der Mitte der ventralen Leibeswand verlaufenden Venenstämmen, von denen der vorderste sich aus zwei Ästen zusammensetzt. Der eine dieser beiden Äste verläuft von vorn aus der Sternalgegend, ventral vom Herzen nach Aufnahme mehrerer seitlicher Zweige nach rückwärts und vereinigt sich mit dem zweiten, von hinten kommenden Zweig, um durch das ventrale Lebergekröse das Kopfbende der Leber zu erreichen und in einen Leberzweig der Umbilicalvene zu münden. Eine zweite ähnliche Vene, welche gewissermaßen die Fortsetzung der ersten bildet und vielleicht auch mit dieser eben so wie mit den nachfolgenden was nicht mit Sicherheit zu bestimmen war in Verbindung stand, mündet in einiger Entfernung hinter der ersten ebenfalls in einen Leberzweig der Umbi-

livalvene. Eine dritte Bauchwandvene, ebenfalls median verlaufend, mündet direkt in die im Lebergekröse verlaufende V. umbilicalis, in der Höhe der Gallenblase und noch weiter hinten folgt endlich eine vierte, ebenfalls in die V. umbilicalis direkt einmündende mediane Bauchwandvene. Es ist also in späteren Entwicklungsstadien eine Kette von median verlaufenden Bauchwandvenen vorhanden, die das Blut der Bauchwand entweder der Umbilicalvene direkt oder den Abzweigungen dieses Gefäßes in der Leber zuführen. Für frühere Stadien wurde (pag. 440) erwähnt, dass hinter dem Nabel zwei Bauchwandvenen existiren, welche kopfwärts in die V. umbilicalis münden, während sie schwanzwärts mit den hinteren Cardinalvenen zusammenhängen.

In dem eben geschilderten Stadium nun besteht eine Verbindung dieser beiden Venen, welche auch das Blut der subperitonealen Fettkörper aufnehmen, mit der nun einfachen Umbilicalvene nicht mehr, während sich schwanzwärts ihre Verbindung mit den hinteren Cardinalvenen fort erhält. Vielmehr sind sie mit einem neu entstandenen Gefäße in Verbindung getreten. Dieses Gefäß ist ein Zweig des linken, dem linken Leberlappen zugehörigen Astes der V. portae (wie von nun an der Stamm der V. omphalomesenterica, da eine V. mesenterica längst gebildet ist, genannt werden kann) und verläuft von diesem aus. in den freien Rand des ventralen Darmgekröses eingebettet, zur Bauchwand, legt sich hier an die linke Seite der V. umbilicalis (Fig. 9) an, ohne jedoch mit ihr in Verbindung zu treten, läuft an der linken Seite des Nabels und der Umbilicalvene vorbei subperitoneal caudalwärts und geht in die jetzt hinter dem Nabel mit einander verschmolzenen, beiden, früher erwähnten Venen der Bauchwand über. Das soeben beschriebene Gefäß ist aber nichts Anderes als die V. abdominalis des erwachsenen Thieres. Ich habe mir vergeblich Mühe gegeben, die Art und Weise zu erforschen, in welcher die beiden späteren Wurzeläste der V. abdominalis ihre ursprüngliche Beziehung zur V. umbilicalis aufgeben und sich mit der Pfortader durch die V. abdominalis in Verbindung setzen. doch scheiterten meine Bestrebungen immer daran, dass einzelne Gefäßstrecken nicht mit Blut erfüllt, daher durch die Schnittreihen hindurch nicht fortlaufend zu verfolgen waren. Den im freien Rand des ventralen Darmgekröses verlaufenden Abschnitt der Abdominalvene sehe ich als ganz schwaches Gefäß schon bei einem Embryo vom 22. Tag nach dem Ablegen des Eies, kann ihn auch bis an die V. umbilicalis heran verfolgen. nicht aber mit Sicherheit erkennen, ob

die Vene hier schon endigt oder noch weiter caudalwärts verläuft, oder gar in die V. umbilicalis mündet. Bei dem ältesten von mir untersuchten Embryo zeigen die Bauchwandvenen ähnliche Verhältnisse wie bei dem früher beschriebenen Stadium. Jedenfalls geht aber aus den geschilderten Verhältnissen hervor, dass die V. abdominalis weder aus dem ganzen Stamme, noch aber auch aus einem Theile des Stammes der Umbilicalvene hervorgehen kann. Ihre Verbindungszweige mit den V. renales adyacentes (Rest der hinteren Cardinalvenen) sind allerdings ursprüngliche Äste der Umbilicalvenen, und ein Theil ihres Stammes ist wahrscheinlich durch Verschmelzung des dem Nabel zunächst gelegenen Theiles dieser Äste entstanden, aber die weitere Fortsetzung der Abdominalvene bis zum linken Aste der Pfortader ist eine reine Neubildung und hat, wie ich gezeigt habe, mit der Umbilicalvene nichts zu thun.

Es ist nun noch die Frage zu beantworten, was mit der Umbilicalvene selbst nach der Geburt geschieht, ob sie nur partiell oder vollkommen zu Grunde geht. Eine bestimmte Beantwortung dieser Frage vermag ich nicht zu geben, da mir neugeborene Individuen nicht zur Verfügung standen, doch neige ich mich mehr der Ansicht zu, dass die Umbilicalvene vollständig schwindet und ihre Bauchwandzweige sich durch das ventrale Lebergekröse hindurch an das Pfortadernetz der Leber anschließen. Einen bindegewebigen Strang im ventralen Lebergekröse wie bei *Anguis fragilis* und *Pseudopus Pallasii*, der als Rest der Umbilicalvene aufgefasst werden könnte, habe ich weder bei *Lacerta agilis*, noch auch bei *Lacerta viridis* aufgefunden. Die Gründe, welche mich trotzdem dazu bestimmen anzunehmen, dass die Umbilicalvene nach der Geburt vollständig obliterire, sind folgende: erstens entspricht keine der von der Bauchwand zur Leber ziehenden Venen des erwachsenen Thieres dem Verlaufe nach vollständig dem Verlaufe der Umbilicalvene bei dem ältesten untersuchten Embryonen, und zweitens die Angabe RATHKE's (39 pag. 249), dass bei den Krokodilen die Umbilicalvene neben den beiden hier die Stelle der Abdominalvene vertretenden V. epigastricae vorkomme, sich aber nach der Geburt wie bei den Säugethieren in einen soliden Strang verwandle. RATHKE (39) knüpft dann an diese Angabe noch folgende Betrachtung an, die ich hier wörtlich wiedergeben will. Pag. 250 heißt es: »Auffallend ist es daher, dass bei den eigentlichen Eidechsen statt jener V. epigastricae der Krokodile auf der Bauchwand eine unpaarige Vene vorkommt, die im Becken mit zwei Ästen beginnt, von da aus in der

Mittlebene des Körpers zu der Leber hinget, an diesem Eingeweide durch Vereinigung mit der Gekrösvene die Pfortader bildet und der Leber aus dem Becken und den Bauchmuskeln eine beträchtliche Menge von Blut zuführt. Ganz unwahrscheinlich ist es jedoch, dass bei den Eidechsen der Stamm dieser Vene der wegsam gebliebene und weiter gewordene Überrest der V. umbilicalis sein sollte, an die sich während des Embryonenlebens ein Paar aus dem Becken kommende Venen angeschlossen hätten.« Somit haben die Beobachtungen an Krokodilen RATHKE auf die Unhaltbarkeit seiner früher an anderer Stelle (36 pag. 18, 19) gemachten Angaben bezüglich des Schicksals der Umbilicalvene nach der Geburt aufmerksam gemacht.

Mit den geschilderten Befunden, wie ich sie an Schnittserien durch Embryonen von *Lacerta agilis* gemacht habe, stimmen die Angaben, welche C. K. HOFMANN (17, 18) gemacht hat, in vielen Punkten nicht vollständig überein, außerdem hat der genannte Autor auf manche, wie mir scheint, wichtige Verhältnisse keine Rücksicht genommen. So darauf, dass die V. cardinalis im vordersten Abschnitt der Urniere ihre Beziehung zu diesem Organ ändert, dass sie, in mehrere Bahnen zerfallend, das Kopfende der Urniere durchströmt. Die Entwicklung einer unpaaren V. omphalomesenterica aus dem ursprünglichen Venenpaare ist unberücksichtigt geblieben. Zwar schildert HOFMANN in seinem Stadium I die V. omphalomesentericae und ihre Lage zum Darm vollkommen korrekt, eben so verhält es sich mit seiner Schilderung des Stadium II mit Rücksicht auf diese Venen (pag. 2074). Doch hat HOFMANN den Ring, welchen die V. omphalomesentericae in einem bestimmten Entwicklungsstadium um den Darm herum bilden, nicht gesehen und daher auch nicht erkannt, dass die unpaare V. omphalomesenterica späterer Stadien aus verschiedenen Abschnitten der beiden früher vorhandenen Gefäße hervorgehe. sonst könnte er bei Beschreibung des Stadiums III nicht sagen: »von den beiden V. omphalomesentericae ist die rechte jetzt vollständig obliterirt, die allein noch übrig gebliebene sinistra liegt in der Richtung von vorn nach rückwärts, erst an der linken Seite des Darmes und darauf rechts von diesem, um dann in die Leber zu dringen, in der sie sich wiederholt verzweigt.« Das so geschilderte Gefäß ist eben nicht allein aus der linken, sondern, wie ich gezeigt habe, auch aus der rechten V. omphalomesenterica und der zwischen den beiden Gefäßen caudalwärts vom Pankreas und dorsal vom Darm sich entwickelnden Anastomose hervorgegangen.

Wesentlich weichen die Angaben HOFMANN's über die V. caudalis von meinen Befunden ab. HOFMANN lässt nämlich die V. caudalis von vorn herein mit ihren beiden Ästen in die V. cardinales übergehen, ein Zustand, der sich, wie ich gezeigt habe, erst in späteren Stadien herstellt. Berücksichtigt man aber die ursprüngliche Beziehung der V. caudalis und ihrer beiden Äste zur Urniere, so geht es auch nicht an, die späteren V. revehentes der Urniere sofort nach ihrem Auftreten als solche zu bezeichnen, denn zunächst spielen sie ja wohl die Rolle von V. advehentes der Urniere und werden erst zu V. revehentes, sobald sich der Leberabschnitt der hinteren Hohlvene durch das Hohlvenengekröse hindurch mit ihrem inzwischen zu einem unpaaren Stamme verschmolzenen Kopfende in Verbindung gesetzt hat.

Die Schilderung der V. renales revehentes im Stadium IV und V stimmt mit meinen Befunden gut überein, eben so richtig ist die Beschreibung des Verlaufes der V. omphalomesenterica. Was dagegen HOFMANN bezüglich der V. vertebralis posterior und ihres Zusammenhanges mit dem gemeinschaftlichen Stamme der V. revehentes der Urniere (V. cava inferior) sagt (17. pag. 2080: »Sowohl in den rechten wie in den linken Mesonephros setzt sich cranialwärts eine Verlängerung der V. renalis revehens communis fort, wahrscheinlich die Anlage der V. suprarenalis revehens, aber außerdem giebt sie einen dicken unpaarigen Ast ab, die V. vertebralis communis posterior, die unmittelbar unter der Aorta gelegen die Intervertebralvenen aufnimmt und schließlich noch weiter cranialwärts in eine rechte und linke V. vertebralis posterior sich theilt etc.«), dürfte auf einem Irrthum beruhen. Die V. vertebrales posteriores hängen sicherlich zu keiner Zeit bei Lacerta-Embryonen direkt mit dem Gebiete der V. cava inferior zusammen. Zugleich hat HOFMANN die Verbindung der V. vertebralis posterior dextra mit dem Pfortader-netze des Hohlvenenfortsatzes der Leber übersehen. Auch darin kann ich mit diesem Autor nicht übereinstimmen, dass der in das Hohlvenengekröse hineinwachsende Fortsatz der Leber (Hohlvenenfortsatz), wenn ich seine diesbezügliche Angabe pag. 2081 richtig verstanden habe, vollständig wieder zu Grunde gehen soll. Der Hohlvenenfortsatz der Leber ist vielmehr auch noch am erwachsenen Thiere ansehnlich genug.

Über die V. umbilicales sagt HOFMANN p. 2082: »Die V. umbilicalis dextra und sinistra sind beide sehr weit, besonders gilt dies für letztgenannte Vene. In der Gegend, wo die Leber anfängt, giebt

jede Umbilicalvene medialwärts mehrere Zweige ab, die sich zu einem dünnen medianen Stamm vereinigen, welcher noch weiter cranialwärts in die Leber tritt. Noch mehr nach vorn zu giebt jede Umbilicalvene anastomosirende Verbindungen ab mit in der Leber verlaufenden Blutgefäßen, während dann ihr distales Ende durch diese zahlreich abgegebenen Äste bedeutend dünner geworden sich in den Sinus Cuvieri dexter et sinister ergießt, rechts nach Vereinigung mit der V. cava inferior.« Damit stimmen meine Beobachtungen nicht überein. Bei drei Embryonen aus der kritischen Zeit, in der also die Umbilicalvenen ihre ursprüngliche Abflussbahn gegen die Ductus Cuvieri hin aufgeben, sehe ich stets nur die linke V. umbilicalis mit dem Netze der Lebervenen in Verbindung treten, und zwar nur an einer Stelle, nicht durch mehrere oder gar zahlreiche Äste. Die rechte V. umbilicalis habe ich nie mit dem System der Lebervenen zusammenhängend gefunden, obwohl die Vorbedingungen für eine solche Verbindung durch die Anheftung der Bauchwand an die Leber gegeben wären. Da sich jedoch ungemein rasch ein Leberabschnitt der linken V. umbilicalis durch bedeutende Ausweitung einer bereits vorhandenen Bahn entwickelt, das Blut aus der linken V. umbilicalis also rasch und ohne Schwierigkeit in die Hohlvene (vgl. auch Fig. 8) gelangen kann, die beiden Umbilicalvenen am Nabel aber in Verbindung mit einander stehen, fällt die Ursache für die Entwicklung einer Anastomose der rechten Umbilicalvene mit dem System der Lebervenen, nämlich die Ausbildung einer günstigeren Abflussbahn für das Blut aus derselben, hinweg. Was endlich die Bauchwandvenen anlangt, so sehe ich solche allerdings in den fraglichen Stadien, und zwar stehen dieselben stets im Zusammenhang mit der V. umbilicalis, nie aber mit dem Venennetz der Leber, eine solche Verbindung stellt sich erst in späteren Stadien her, wenn die Mündung der V. umbilicalis in die Ductus Cuvieri längst geschwunden ist.

Eben so wenig genau ist das, was pag. 2082 über die V. umbilicalis weiter gesagt wird: »Was zuerst die V. umbilicales angeht, so haben wir schon gesehen, dass all das Blut aus den genannten Venen nicht mehr ausschließlich in die Sinus Cuvieri sich ergießt, sondern schon theilweise durch die Leber, durch Anastomosen geführt wird, welche sich zwischen Leberblutgefäßen und Verzweigungen der V. umbilicalis bilden, so dass ein Theil des aus der Allantois zurückströmenden Blutes nicht unmittelbar, sondern erst mittelbar durch die Leber dem Herzen zufließt. In demselben Maße nun, dass sich zwischen der Leber und den V. umbilicales Anastomosen bilden,

fängt das distale Ende genannter Venen zu obliteriren an, so dass allmählich all das Blut erst durch die Leber fließen muss, bevor es in das Herz kommt. In noch späteren Entwicklungsstadien kommt es nun zu einer vollständigen Obliteration der V. umbilicalis dextra, während die sinistra allein fortbestehen bleibt, allmählich mehr und mehr der ventralen Mittellinie näher rückt und sich schließlich in die V. abdominalis impar umbildet. Genannte Vene läuft von dem Nabel ab nach vorn erst in die Haut, dann verlässt sie dieselbe und verläuft in eine un tiefe Rinne an dem ventralen Rande der Leber, um darauf in die Leber zu dringen und ihr Blut in Zweige der V. hepatica dextra zu ergießen, von wo es durch die große V. cava inferior dem Herzen zugeführt wird.« Über die Mündungsweise der V. umbilicalis hat bereits RATHKE (36 pag. 19) eine vollkommen richtige Angabe gemacht, die HOFMANN, wenn er sie gekannt hätte, auf das Richtige hätte aufmerksam machen müssen. Dass die Angabe, die V. abdominalis gehe aus der V. umbilicalis hervor, falsch ist, habe ich an anderer Stelle gezeigt. HOFMANN hat wohl über diesen Punkt auch keine eigenen Untersuchungen angestellt, sondern einfach die gangbare Anschauung acceptirt.

Lacerta viridis.

Von *Lacerta viridis* habe ich nur jüngere Embryonen untersucht. Bei den ältesten untersuchten Stadien war nur eben erst die V. cava inferior entwickelt. So weit sich aber meine Untersuchungen erstreckten, konnte ich im Wesentlichen eine Übereinstimmung in der Entwicklung des Venensystems der *Lacerta viridis* und *agilis* feststellen, nur in untergeordneten Dingen finde ich geringfügige Unterschiede. In frühen Stadien sehe ich keine so bedeutende Kalibrierdifferenz zwischen den beiden V. omphalomesentericae, wie bei *Lacerta agilis*. Der gemeinsame Stamm der V. omphalomesenterica dextra und der V. umbilicalis dextra ist länger als der der beiden links gelegenen Venen, und der Zusammenhang zwischen Splanchnopleura und Somatopleura erstreckt sich rechts vom Ductus Cuvieri an weiter caudalwärts als links. Dies hat zur Folge, dass in späteren Stadien, wenn die V. omphalomesentericae sich zwischen den Leberschläuchen hindurch zu verzweigen beginnen, Zweige der Vene der rechten Seite zunächst auf dem Wege der angedeuteten Verbindung mit der V. umbilicalis dextra in Verbindung treten können (gewöhnlich ist eine solche Verbindung vorhanden). Auch linkerseits

erfolgt etwas später, vom Ductus Cuvieri ausgehend, eine Strecke weit nach rückwärts die Herstellung einer Verbindung zwischen Somato- und Splanchnopleura an der Seite der Leberanlage, und die Bildung einer Anastomose zwischen V. omphalomesenterica sinistra und V. umbilicalis sinistra. Diese Anastomosen sind jedoch nur eine vorübergehende Erscheinung, denn sobald die Leber stärker entwickelt ist, löst sie sich von der seitlichen Bauchwand bis an den Ductus Cuvieri hin ab, und dies hat zur Folge, dass nun die Verhältnisse der V. omphalomesentericae und umbilicales vollständig denen bei *Lacerta agilis* gleichen.

Die Entwicklung einer unpaarigen V. omphalomesenterica, welche zuerst an der linken, dann an der dorsalen Seite des Darmes caudalwärts vom Pankreas vorbei nach rechts verläuft, um an der rechten Seite des Darmes in die Leber einzutreten, erfolgt in derselben Weise wie bei *Lacerta agilis*. Die Cardinalvenen verhalten sich in den von mir untersuchten Stadien genau so wie bei *Lacerta agilis*, und eben so wie bei dieser Form kommt es auch hier, bevor die hintere Hohlvene entwickelt ist, zur Ausbildung eines Pfortadersystems der Urnieren, bei welchem die V. cardinales die Rolle von V. revehentes, die V. caudalis aber mit ihren beiden an der medialen Seite jeder Urniere kopfwärts strebenden Ästen die Rolle der V. advehentes spielen. Diese beiden Zweige der V. caudalis lassen sich, so lange noch keine hintere Hohlvene gebildet ist, nur bis in die Gegend der Abgangsstelle der A. omphalomesenterica verfolgen und sind nirgends während ihres ganzen Verlaufes mit einander verschmolzen. Nun entwickelt sich von der V. omphalomesenterica dextra aus in das Hohlvenengekröse hinein die V. cava inferior, gabelt sich kopfwärts von der A. omphalomesenterica, und ihre beiden Zweige nähern sich mit ihrem caudalen Ende immer mehr dem cranialen Ende der beiden Zweige der V. caudalis, mit denen sie sich schließlich verbinden. Welche Veränderungen am Venensystem der *Lacerta viridis* sich weiterhin vollziehen, habe ich nicht weiter verfolgt, doch glaube ich aus der Übereinstimmung des Venensystems des ausgewachsenen Thieres mit dem der ältesten von mir untersuchten Embryonen von *Lacerta agilis* schließen zu dürfen, dass sich auch im weiteren Verlaufe der Entwicklung wesentliche Unterschiede von den Verhältnissen bei *Lacerta agilis* kaum herausstellen dürften.

Das Venensystem der ausgebildeten *Lacerta viridis*.

Obwohl die nachfolgende Beschreibung wenig neue Thatsachen enthält, so glaubte ich doch eine zusammenhängende Darstellung der Theile des Venensystems von *Lacerta viridis* geben und durch gute Abbildungen illustriren zu sollen, deren Entwicklung bei *Lacerta agilis* im Vorhergehenden geschildert wurde, um den Leser in die Lage zu versetzen, sich ohne große Mühe mit den definitiven Verhältnissen bekannt zu machen. Über das Nierenpfortadersystem von *Lacerta* hat JOURDAIN (25) sehr genaue Angaben geliefert, die mit meinen Befunden fast in allen Punkten übereinstimmen. DELLE CHIAJE's (7, 8) Angaben konnte ich nicht kontrolliren, da mir die betreffende Abhandlung leider nicht zugänglich war.

Gebiet der V. cava inferior (Fig. 12).

Die V. cava inferior (*V.c.i*) wurzelt mit einer größeren Zahl von Ästen, welche sich zu einem unpaaren Stamme vereinigen, in den caudalwärts mit einander verwachsenen Nieren. Dieser unpaare Stamm gabelt sich zwischen den beiden Nieren, dort, wo jede Niere an ihrer ventralen Fläche eine quere Furche aufweist, in zwei Äste, die, an den medialen Rand jeder Niere angeschlossen aus diesen Organen das Blut aufnehmend, kopfwärts verlaufen. Es sind dies die beiden V. renales revehentes¹ (*V.r.r*). Sie verlaufen getrennt bis an die Abgangsstelle der A. mesenterica von der Aorta heran, wo die linke sich ventral von der Aorta nach rechts biegt, um mit der rechten zusammenzumünden. Der so gebildete Stamm ist die V. cava inferior (*V.c.i*).

An der lateralen Seite jeder V. renalis revehens liegt das Vas deferens der Vene innig angeschlossen, auf der linken Seite auch der Hode, Nebenhode und die Nebenniere, während rechts der Hode weiter kopfwärts schon zum größten Theile dem Stamme der V. cava inferior anliegt. (Eine ähnliche asymmetrische Lage zeigt auch das Ovarium beim Weibchen.) Aus diesen Gebilden beziehen die V. renales revehentes, sowie aus dem rechten Hoden, Nebenhoden

¹ Sehr häufig sind die beiden Venen ungleich stark, gewöhnlich ist die rechte etwas stärker als die linke, doch kann auch das Umgekehrte der Fall sein. So sah ich beispielsweise bei einem Exemplar die linke Vene sehr mächtig entwickelt, während die rechte zu einem fadendünnen Gefäß umgebildet erschien.

und der rechten Nebenniere der Stamm der *V. cava inferior* eine größere Zahl von Zweigen, die als *V. spermaticae*, *V. paradydimidis*, *Vasis deferentis* und als *V. suprarenales revehentes* zu bezeichnen sein werden. (In ähnlicher Weise münden beim Weibchen die am Hylus des Ovariums ein reiches Netz bildenden Ovarialvenen, sowie die Venen des Oviducts und die *V. revehentes* der Nebennieren [im Anschluss an die Ovarialvenen] in die *V. renales revehentes* und in den Stamm der *V. cava inferior* ein.)

Der Stamm der *V. cava inferior* senkt sich hierauf in seinem weiteren Verlauf, nachdem er das Hohlvenengekröse passirt hat, in einen caudalwärts gerichteten Fortsatz der Leber (Fig. 15) ein, welchen ich Hohlvenenfortsatz genannt habe, nimmt innerhalb der Leber eine große Zahl von *V. hepaticae revehentes*, unter denen besonders eine aus dem linken Leberlappen stammende Vene, welche als *V. hepatica (revehens) sinistra (V.h.s)* zu bezeichnen wäre, an Stärke hervorragt, auf, verlässt, am Kopfende der Leber bedeutend stärker geworden, dieses Organ, um sich in den Sinus venosus einzusenken. Die *V. cava inferior* nimmt daher während ihres ganzen Verlaufes keinerlei Zweige aus den Rumpfwandungen auf.

System der *V. renales advehentes* und der *V. vertebrales posteriores* (Fig. 12 und 13).

Die *V. caudalis*, welche im Schwanze die gleiche Lage hat wie bei Fischen, erreicht das spitze hintere Ende der mit einander verschmolzenen Nieren, nimmt hier kleine Venen aus der Kloake und den Geschlechtstheilen auf, verläuft hierauf eine kurze Strecke weit ventral von dem Hinterende der verschmolzenen Nieren und gabelt sich sodann in zwei Äste, welche an der ventralen Fläche jeder Niere bis zu der schon früher beschriebenen Querfurchen verlaufen und dabei eine große Zahl von Ästen an diese Organe abgeben (Fig. 12). An der Querfurchen der Niere angelangt, vereinigen sie sich mit der Vene der hinteren Gliedmaße mit der *V. ischiadica (V.i)*. Diese Vene kommt in querer Richtung von der hinteren Extremität her, biegt, an der Niere angelangt, nach vorn zu um, bettet sich hierauf in die Querfurchen der Niere ein und biegt, nachdem sie sich mit dem Aste der *V. caudalis* vereinigt hat, neuerdings nach vorn um und zerfällt hier an der ventralen Fläche des vor der Querfurchen gelegenen Nierenabschnittes in eine große Zahl von Zweigen. Bevor die *V. ischiadica* in die Querfurchen der Niere sich einbettet,

nimmt sie an ihrem dorsalen Umfange eine Vene auf, welche vom Kreuzbeintheile der Wirbelsäule herkommt. Außerdem mündet in sie von vorn her die Wurzel der V. abdominalis (*V.a.w.*), welche im Bereiche des Beckens an dessen Seitenwand verläuft und hier zwei Intervertebralvenen aufnimmt. Die nächsten drei (gewöhnlich) kopfwärts folgenden segmentalen [Intercostal-] Venen zeigen dann ein merkwürdiges Verhalten, indem sie außer ihren Verbindungszweigen mit dem Venenplexus der Wirbelsäule je einen Ast abgeben, der gegen das Vas deferens und den Nebenhoden gerichtet ist (Fig. 13). Die beiden hinteren von diesen drei Venenzweigen (wenn wirklich drei vorhanden sind, was nicht immer der Fall ist) verzweigen sich am Vas deferens und dem caudalen Abschnitte des Nebenhodens, der vorderste Zweig versorgt die Nebenniere mit zuführenden Zweigchen, vertheilt sich aber auch im vorderen Abschnitte des Nebenhodens. Beim Weibchen fand ich, wie auch häufig beim Männchen, nur zwei derartige Zweige, die, etwas schwächer, lediglich die Nebenniere mit Blut zu versorgen scheinen. Einmal war auch linkerseits eine direkte Verbindung zwischen V. advehens der Nebenniere und den Ovarialvenen festzustellen. Es besitzen also Nebenhoden, Vas deferens und Nebennieren zweierlei Venen, Venen, die sich in die V. cava oder ihre Wurzeläste ergießen, und Venen, die mit Rumpfwandvenen in Verbindung stehen. Bezüglich der letzteren Venenzweige der Nebennieren wird seit ECKER angenommen, dass es sich um zuführende Venen handle, dass somit ein Pfortadersystem der Nebenniere bestehe. An etwas Ähnliches ließe sich nun auch bezüglich des Nebenhodens und des Vas deferens denken, welcher Gedanke an Wahrscheinlichkeit gewinnt, wenn man die Genese des Nebenhodens und seines Ausführungsganges aus der Urniere und deren Ausführungsgang berücksichtigt¹.

Sämmtliche übrigen segmentalen Venen bis zur Höhe der vorderen Extremitäten zeichnen sich dadurch aus, dass sie ihr Blut jederseits zum Theil in einen Längsvenenstamm, die V. vertebralis posterior ergießen, der sich, an jeder Seite bedeckt von einer subperitonealen dünnen Muskelschicht, neben der Wirbelsäule verlaufend, vorfindet und kopfwärts in die V. subclavia mündet (Fig. 12). Die beiden V. vertebrales posteriores hängen durch ganz feine vor den Wirbelkörpern gelegene Anastomosen, von denen nur gewöhnlich eine an

¹ Bezüglich des Nierenpfortadersystems sei auch noch auf die Abbildung, welche JOURDAIN (l. c. Pl. V Fig. 1) giebt, verwiesen.

einer gleich näher zu bezeichnenden Stelle sehr mächtig entwickelt ist, mit einander zusammen. Sie nehmen während ihres Verlaufes kopfwärts nicht gleichmäßig an Weite zu, sondern zeigen etwa in der Mitte ihres Verlaufes eine bedeutende Erweiterung. Aus dieser Erweiterung der *A. vertebralis posterior dextra* nun geht entweder eine stärkere, oder zwei bis drei schwächere Venen hervor, welche in den als Hohlvenenfortsatz der Leber und dessen kopfwärts gerichtete Ausladung eintreten und, hier mit den Zweigen der *V. portae* anastomosirend, die Rolle von *V. hepaticae advehentes* (*V.h.a.v.*) spielen. Das Blut aus der linksseitigen *V. vertebralis posterior* wird durch eine in dieser Gegend stärker entwickelte Queranastomose, von der bereits oben die Rede war, der *V. vertebralis dextra* zugeführt. Die Angabe JOURDAIN'S (25) über die *V. vertebralis posterior* (*lazygos*), »*Etendue depuis la jugulaire anterieur jusqu'à la queue*« entspricht demnach nicht völlig den Thatsachen.

V. portae (Fig. 14 und 15).

Die *V. hepatica advehens intestinalis* (*V. portae*) wurzelt mit ihren Endzweigen im Enddarm und verläuft im dorsalen Darmgekröse, durch Aufnahme zahlreicher vom Darm herkommender Zweige verstärkt, kopfwärts. Dort, wo sie das Pankreas erreicht, nimmt sie die ziemlich mächtige *V. gastero lienalis* (*V.g.l.*) auf, die ihr Blut aus der Milz und zwei im dorsalen Magengekröse aus dem caudalen Abschnitte des Magens herkommenden Zweigen bezieht. Hierauf wendet sich der so gebildete Stamm der *V. portae* am Pankreas vorbei ins ventrale Magengekröse, in dessen freiem Rand sie, neben dem *Ductus choledochus* verlaufend, die von BRÜCKE als Spiralklappe beschriebene eigenthümliche spiralige Drehung aufweist. Während ihres Verlaufes entlang der Bauchspeicheldrüse nimmt sie Zweige aus diesem Organ, sowie eine kleine aus dem hintersten Abschnitte des dem Magengekröse zugewendeten Magenabschnittes auf. Eine zweite stärkere Magenvene, welche ebenfalls das ventrale Magengekröse wie die frühere durchzieht, mündet in die Leberpfortader in der Gegend ihrer ersten Spiraltour oder noch näher der Leber. Hierauf gelangt die Pfortader an die Leber und zerfällt in diesem Organ in ihre Zweige, von deren Anordnung die halbschematische Fig. 15 ein besseres Bild zu geben vermag als eine langathmige und eingehende Beschreibung. Mit dem linken Aste der Leberpfortader verbindet sich die *V. abdominalis*.

Außerdem suchen noch zwei Magenvenen die Leber direkt auf, beide stammen aus dem vordersten Abschnitte des Magens. Der eine Zweig von der ventralen Seite des Magens, der übrigens auch durch zwei schwächere Zweige (vgl. Fig. 14) vertreten sein kann, verläuft durch das ventrale Magengekröse in die Leber und dringt in den vordersten Abschnitt dieses Organs an der Haftstelle des ventralen Magengekröses ein. Der zweite Zweig, gewöhnlich etwas stärker als der früher beschriebene, kommt von der dorsalen Seite des Magens und gelangt auf dem Wege des dorsalen Darmgekröses an die Haftstelle jenes Leberlappens, in welchen die *V. hepaticae advehentes vertebrales* eindringen, mit deren vorderster er sich, wenn etwa drei vorhanden sind, vereinigen kann, oder wenn nur zwei oder eine vorhanden ist, neben dieser selbständig bleibend in die Leber eindringt, um sich dem Pfortadernetze anzuschließen.

V. abdominalis und Venen der Bauchwand (Fig. 16).

Die *V. abdominalis* besitzt, wie schon früher erwähnt, zwei Wurzelzweige, die aus den *V. ischiadicae* der beiden Seiten hervorgehen und zunächst zwei segmentale Venen der Beckenregion aufnehmen. Von der Seitenwand des Beckens wenden sich dann die beiden Zweige, nachdem sie je einen Venenzweig aus dem proximalen Abschnitt der Hintergliedmaße aufgenommen haben, an die vordere Bauchwand, wobei sie den Fettkörper passiren, aus welchem sie sowie aus der Bauchwand zahlreiche Zweige empfangen. Endlich erreichen sie die Mittellinie und verschmelzen zu einem unpaarigen Stamme, der eigentlichen *V. abdominalis* (*V.a*), welche sich weiterhin von der Bauchwand entfernt und in dem freien Rand des ventralen Lebergekröses zur Leber verlaufend, in den linken Pfortaderast einmündet (vgl. Fig. 15). Die *V. abdominalis* ist jedoch nicht die einzige Vene der vorderen Bauchwand, vielmehr schließt sich an sie in ihrer Fortsetzung ein System von in der Mittellinie verlaufenden Venen an, die ihr Blut aus dem ventralen Theil der Rumpfwand beziehen und dasselbe auf dem Wege des ventralen Lebergekröses der Leber zuführen. Gewöhnlich fand ich drei solcher Venen entwickelt, von denen die hinterste gewöhnlich die stärkste war, während die vorderste, welche die Leber an ihrem Kopfe dort erreichte, wo die *V. cava inferior* hervorkommt, sich als die schwächste erwies. Die Leber von *Lacerta* besitzt daher außer der eigentlichen Pfortader *V. hepatica advehens intestinalis* noch

eine Reihe von kleinen Pfortadern, als da sind ein bis drei Zweige aus den V. vertebrales, zwei bis drei Zweige vom Magen und gewöhnlich drei Bauchdecken Zweige. Alle diese Zweige füllen sich bei der Injektion der Pfortader mit TEICHMANN'scher Masse, und es bestehen zwischen ihnen und den Pfortaderzweigen innerhalb der Leber verhältnismäßig bedeutende Anastomosen (vgl. Fig. 15).

Die bei *Lacerta viridis* gefundenen Verhältnisse stimmen somit, wie aus dem Vorhergegangenen zu erschen ist, mit den bei den ältesten Embryonen von *Lacerta agilis* beschriebenen ziemlich überein, und es dürften sich daher auch bei der ausgewachsenen *Lacerta agilis* ähnliche Verhältnisse herausstellen wie bei *Lacerta viridis*. Da jedoch bei den ältesten von mir untersuchten Embryonen die Urniere noch mächtig entwickelt war und ein großes Stück der V. cardinalis posterior als zuführende Vene dieses Organs in Funktion stand, wird sich die Frage ergeben, was denn nach der Rückbildung der Urniere von der hinteren Cardinalvene übrig geblieben sei. Als zweifellose Reste der hinteren Cardinalvenen sind die beiden Äste der Caudalvene aufzufassen, sowie die in die Querfurchen der Nieren eingelagerten Abschnitte der V. ischiadicae (vgl. pag. 444). Vielleicht ist aber auch ein kurzes Stück der Wurzel der Abdominalvene, das, in welches die beiden segmentalen Venen der Beckenregion einmünden, als aus der Cardinalvene hervorgegangen aufzufassen, es wäre das nämlich das Stück der Cardinalvene zwischen Mündung der V. ischiadica und der Mündungsstelle der Wurzel der Abdominalvene (vgl. pag. 440 u. 448). Da nun der vor dieser Stelle gelegene Theil der hinteren Cardinalvene schwindet, erhält das kurze, erhalten gebliebene Stück der Cardinalvene vor der Mündung der V. ischiadica das Kaliber der Abdominalvenenwurzel, während der in die Querfurchen der Niere aufgenommene Abschnitt der Cardinalvene als Fortsetzung der V. ischiadica imponirt. Im Urnierenabschnitt kommt es zu einem vollständigen Schwund des Cardinalvenenstammes, doch erhalten sich, wie es scheint, einige Rumpfvnen, die früher offenbar in die V. cardinalis posterior mündeten, als zuführende Venen der Nebenniere, des Nebenhodens und V. deferens. Jedenfalls wäre die Art und Weise, wie sich das Pfortadersystem der Nebenniere, des Nebenhodens und Vas deferens aus dem Pfortadersystem der Urniere herausentwickelt, noch genauer zu verfolgen.

Lacerta ocellata. ♀.

Die entsprechenden Abschnitte des Venensystems von *Lacerta ocellata* unterscheiden sich in nur sehr wenigen untergeordneten Punkten von denen der *Lacerta viridis*. Vollkommen übereinstimmend finde ich das Gebiet der V. cava inferior, auch die V. renales advehentes sind ganz ähnlich angeordnet. Dagegen erscheint das System der V. vertebrales posteriores etwas abgeändert, indem die Anastomosenkette in der vorderen Brustregion unterbrochen ist, so dass das Blut aus dem hinteren Abschnitt der V. vertebralis posterior nur durch die V. hepaticae advehentes vertebrales (es sind deren zwei sehr starke, von denen die vordere eine Magenvene aufnimmt, und eine dazwischen gelegene äußerst schwache vorhanden) und durch die Wirbelvenengeflechte abzuströmen vermag. Dem entsprechend ist auch das Kopfende der V. vertebralis posterior, welches in die V. subclavia mündet, sehr schwach entwickelt. Es erscheint somit die Anastomosenkette, welche wir als V. vertebralis posterior bezeichnen, bei *Lacerta ocellata* weniger hoch entwickelt als bei *Lacerta viridis*, oder es erscheint vielmehr hier dieses System, wie ich glaube, in geringem Grade rückgebildet. Die Zahl der die Nebenniere versorgenden Venen beträgt hier drei in ähnlicher Anordnung wie bei *Lacerta viridis*.

Der Stamm der V. portae zeigt bei *Lacerta ocellata* nur die Andeutung einer spiralen Drehung. Die Wurzeläste der V. portae zeigen keine wesentlichen Verschiedenheiten, eben so wenig ist ein wesentlicher Unterschied mit Rücksicht auf die Abdominalvene und ihre Äste zu verzeichnen. Eines eigenthümlichen Verhältnisses der vordersten von den hier in der Vierzahl vorhandenen, an der vorderen Bauchwand eine Längsanastomosenkette bildenden, als V. hepaticae advehentes fungirenden Venen soll jedoch hier Erwähnung gethan werden. Diese Vene bezieht nämlich einen äußerst zarten Wurzelzweig von der Herzspitze her. Diese Herzvene benutzt zum Übergang vom Herzen in die Leibeswand jenes Band, welches die Herzspitze mit dem Pericardium parietale in Verbindung setzt. (Dieses Spitzenband des Herzens sehe ich schon zu einer Zeit bei *Lacerta agilis*, wo sich eben erst die Perikardialhöhle in ihrem ventralen Abschnitt abgeschlossen hat, und ich vermuthe, dass es bei diesem Verschließungsvorgang durch Verwachsung der Herzspitze mit der Verschlussstelle zu Stande kommt.) Diese Vene ist deshalb interessant, weil sie bei Schildkröten in ähnlicher Anordnung angetroffen

wird. Mit der sogenannten Herzvene der Batrachier hat sie nur eine entfernte Ähnlichkeit. Bei den übrigen untersuchten Sauriern habe ich die Vene nicht gesehen, doch ist sie, da das Herzspitzenband bei einigen vorhanden ist, möglicherweise auch vorhanden, doch in den mir zur Verfügung stehenden Objekten nicht injicirt gewesen.

Chamaeleo vulgaris. ♀.

Obwohl ich von diesem Thier nur Theile der in Frage kommenden Abschnitte des Venensystems untersuchen konnte und mir dazu nur ein weibliches Exemplar zur Verfügung stand, so möchte ich die gemachten Beobachtungen doch mittheilen, da sich danach *Chamaeleo* in manchen Punkten von den übrigen Sauriern unterscheidet. Dadurch dass sich bei *Chamaeleo* die Nieren viel weiter kopfwärts erstrecken wie bei *Lacerta*, eine andere Form haben und an ihrem Hinterende nicht mit einander verschmolzen sind, ergeben sich für das System der zu- und abführenden Nierenvenen mancherlei Unterschiede. Die *V. renales advehentes*, die Zweige der *V. caudalis*, gelangen, nachdem sie Ästchen von der Kloake und den äußeren Geschlechtstheilen aufgenommen haben, an die ventrale Fläche der Nieren und verlaufen hier, an die laterale Seite der *V. renalis revehens* angeschlossen, bis an das Kopfende der Nieren, und zwar ohne dass sie, trotzdem sie zahlreiche *V. renales advehentes* abgeben, merklich an Stärke abnehmen würden. Diese Eigenthümlichkeit erklärt sich bei Betrachtung ihrer Äste. Hinten nehmen sie so wie bei *Lacerta* die *V. ischiadicæ* auf, entlassen aber gleich wieder nach einem Verlaufe von einigen Millimetern die Wurzeln der *V. abdominalis*. In diesem Verlaufsabschnitt nimmt jede *V. renalis advehens* einige nicht unbedeutende Oviductvenen auf. Weiterhin bis ans Kopfende der Nieren münden nur kleine Venen des Ureters in sie, am Kopfende der Nieren selbst aber geht in sie eine dem System der Vertebralvenen angehörige mächtige Vene über, welche in der Fortsetzung der *V. renalis advehens* dorsal von der Nebenniere gelegen ist, diese mit zuführenden Zweigen versorgt und sich kopfwärts ohne Unterbrechung in die *V. vertebralis posterior* fortsetzt. In dieses Venenstämmchen mündet nun um das Kopfende der Niere herumbiegend eine Vene, welche eine Anastomosenkette zwischen den dorsal von der Niere gelegenen segmentalen Venen darstellt. Diese Anastomosenkette hängt schwanzwärts mit der Wurzel der Abdominalvene zusammen. Außerdem wird der die *V. suprarenales*

advehentes entlassende Venenstamm noch verstärkt durch eine nicht unbedeutende Oviductvene.

Die V. vertebrales posteriores zeigen bei Chamaeleo nicht mehr den Charakter einer Längsanastomosenkette, aus der sie ja zweifelsohne entstanden sind, sondern wir sehen das linke Gefäß stetig durch die Aufnahme der segmentalen Venen am Kaliber zunehmend kopfwärts verlaufen. Die dorsale Aortenwurzel kreuzt es, indem es an ihrer Dorsalseite vorbeizieht, und senkt sich an der Mündungsstelle der V. subclavia in diese ein. Das rechte Gefäß zeigt im Allgemeinen denselben Verlauf, doch erscheint es zweimal unterbrochen, indem zwei der sonst äußerst zarten Queranastomosen zwischen beiden Vertebralvenen stärker erweitert das Blut aus dem caudalwärts von der Unterbrechungsstelle gelegenen Gefäßabschnitt nach links hinüber leiten. Bei Chamaeleo zeigt demnach das System der Vertebralvenen einen so hohen Grad der Entwicklung, wie wir ihn bei keiner anderen Saurierform mehr vorfinden werden, reicht doch die Anastomosenbildung aus der Beckengegend bis an die vorderen Extremitäten und ist mindestens einseitig fast unterbrochen. Eine V. hepatica advehens vertebralis fehlt wenigstens in zwei von mir untersuchten Exemplaren. Die V. cava inferior entsteht wie bei den übrigen Saurierformen aus zwei Zweigen, den V. renales revehentes, die dem medialen Rand der Niere angeschlossen verlaufen, die sich aber schon am Kopfende der Nieren vereinigen, wesshalb der außerhalb der Leber gelegene Abschnitt der hinteren Hohlvene verhältnismäßig lang ist. In die hintere Hohlvene münden die Ovarialvenen und die V. revehentes der Nebennieren. Über das Pfordadersystem der Leber kann ich wegen missglückter Injektion keine Angaben machen.

Phrynosoma aculeatum. ♀.

Eben so fragmentarisch wie die Angaben über Chamaeleo sind auch die, welche ich über Phrynosoma zu liefern vermag. Die V. renalis advehens verhält sich ganz ähnlich mit Rücksicht auf ihre Zweige und ihren Verlauf wie bei Lacerta, giebt jedoch wie bei Chamaeleo Zweige an den Eileiter ab, von denen der vorderste und stärkste, in dessen Gekröse eingelagert, kopfwärts verläuft, um aus ihm das Blut aufzunehmen. Diese Oviductvene nun verbindet sich mit Zweigen der V. hepatica advehens vertebralis, die hier vorhanden ist, jedoch sehr weit caudalwärts an der Seite der Wirbelsäule her-

vorkommt und in das sehr weit nach rückwärts reichende Ende des langen Hohlvenenfortsatzes der Leber eindringt. Da diese *V. hepatica advehens vertebralis* an der Seite der Nebenniere vorbeizieht, dürften vor ihr die zuführenden Nebennierenvenen abgehen. Eine der *V. vertebralis posterior* von Lacerta und Chamaeleo vergleichbare Längsanastomosenkette entlang der Wirbelsäule konnte ich nicht nachweisen, doch mündet in die *V. subclavia* eine dem Endstücke der *V. vertebralis* nach Lage und Verlauf entsprechende Vene ein, welche das Blut aus dem vordersten Abschnitt der Brustregion der Wirbelsäule bezieht und ganz vorn erst zwischen den Muskeln auftaucht. Von den *V. renales revehentes* ist die rechte die stärkere, sie beginnt mit zwei Zweigen, von denen der eine aus dem hinteren Ende der linken, der andere aus dem der rechten Niere beginnt. In der Höhe der Querrfurche, welche den hinteren Abschnitt der Niere von dem vorderen scheidet, beginnt die linke *V. renalis revehens* und hängt an ihrer Wurzel mit der rechten durch eine mächtige bogenförmige Anastomose zusammen. In die *V. renales revehentes* münden die Venen des Ovariums und der Nebennieren ein.

Varanus arenarius.

Die folgenden Angaben über das Venensystem von *Varanus* bilden nur eine Ergänzung der Angaben, welche uns CORTI gemacht hat und welche ich in allen Punkten zu bestätigen vermochte.

Die *V. caudalis*, welche eben so gelagert ist wie bei Lacerta, spaltet sich, bevor sie das Hinterende der Nieren erreicht hat, in zwei Zweige. Bevor diese die Nieren erreichen, empfangen sie, sowie die *V. caudalis* selbst Zweige von der Kloake und den äußeren Genitalien. Hierauf legt sich jeder Zweig der lateralen Seite der caudalwärts sehr verschmäligten Niere an und wendet sich allmählich, die einzelnen Lappen des Organs mit zuführenden Ästchen versehend, dort wo die Niere breiter und dicker zu werden beginnt, auf deren ventrale Fläche (Fig. 17). Hier nun in eine Furche der Niere eingebettet, endet sie am Kopfende der Niere, indem sie sich durch die Abgabe von zahlreichen Ästchen erschöpft hat. An der ventralen Seite dieser Vene liegt das Vas deferens, so dass die Vene im mittleren Abschnitt der Niere lateral von ihm hervorsieht, an ihrer medialen Seite der Ureter, von dem aus Zweigchen in sie eingehen, und diesen wieder unmittelbar an liegt die *V. renalis revehens*, so dass hier *V. renalis advehens* und *revehens* fast an einander

stoßen. Im vordersten Abschnitte der Niere wird die *V. renalis advehens* von dem *Vas deferens* und der *V. renalis revehens* bedeckt. An dem Punkte nun, wo das *Vas deferens* sich ganz vor die *V. renalis advehens* lagert, geht von dieser ein Zweig ab, welcher dem lateralen Rande des *Vas deferens* folgend, zum Nebenhoden und der Nebenniere gelangt, diese Vene, welche auch als *V. deferentialis* (*V.de*) bezeichnet werden kann, verbindet sich an der Nebenniere mit den *V. advehentes* dieses Organs.

Bevor die *V. renalis advehens* die Niere erreicht, verbindet sie sich mittels eines kurzen mächtigen Stammes mit der *V. ischiadica* (*V.i*) der Hauptvene der hinteren Extremität, welche unmittelbar vorher durch eine *V. obturatoria* und durch eine mächtige, von den seitlichen Partien der Schwanzwurzel herkommende Vene (*S.V*) verstärkt wurde. Dort, wo der Verbindungsast mit der *V. renalis advehens* abgeht, biegt die *V. ischiadica* nach vorn zu um und verläuft jetzt dorsal von *A. ischiadica* und *Plexus ischiadicus* kopfwärts, nimmt, nachdem sie die zweite zur Extremität hinziehende Arterie an ihrer Dorsalseite gekreuzt hat, eine Intervertebralvene auf, und wendet sich nun als Wurzel der *V. abdominalis* (*V.a.W*) der vorderen Bauchwand zu, wobei sie zahlreiche Zweige aus dem Fettkörper, sowie eine *V. epigastrica*, welche subperitoneal an der lateralen Grenze der ventralen Bauchwand verläuft, aufnimmt. In der Mittellinie, unmittelbar kopfwärts von der Symphyse, vereinigt sie sich mit der Vene der Gegenseite zur unpaaren *V. abdominalis*. In den Vereinigungswinkel mündet jene unpaare, ventral von der Symphyse verlaufende Vene, welche jederseits einen Zweig, von der Bauchseite der hinteren Extremität herkommend, aufnimmt. Jede von diesen beiden Venen hängt dann wieder mittels eines perforirenden Zweiges mit der *V. obturatoria* ihrer Seite zusammen.

Die *V. renales revehentes* der beiden Seiten stehen am Hinterende der Nieren durch eine bogenförmige Anastomose mit einander in Verbindung (Fig. 17), und in diese Verbindung münden noch Zweige aus den dahinter gelegenen Abschnitten der Nieren und des Ureters. Jede *V. renalis revehens* verläuft an der ventralen Fläche der Niere an der medialen Seite des Ureters und des *Vas deferens*. Kopfwärts von der Niere liegt sie an den medialen Rand des *Vas deferens*, aus welchem sie Zweige aufnimmt, angeschlossen und erreicht den Hoden, der an ihrer lateralen Seite liegt und seine Venenzweige in sie einmünden lässt. Auch die *V. revehentes* des Nebenhodens und der Nebenniere münden in sie ein. Die *V. renalis revehens*

sinistra wendet sich hierauf quer vor der Aorta nach rechts, wo sie mit der *V. renalis revehens dextra* zusammenmündet. So wird der Stamm der *V. cava inferior* gebildet. Dieses Gefäß dringt nun sofort in den auch hier vorhandenen Hohlvenenfortsatz der Leber ein, durchströmt die Leber, indem sie die *V. hepaticae revehentes* aufnimmt, und tritt an der rechten Seite des Herzeinschnittes der Leber aus diesem Organ hervor, um in den *Sinus venosus* zu münden.

Die zuführenden Venen der Nebenniere und des Nebenhodens sind von zwei bis drei längsverlaufenden Venenstämmen des dorsalen Theiles der Leibeswand gebildet, welche nahe dem Ende der Rippen in die quere Richtung umbiegend, an die Nebenniere und den Nebenhoden herankommen, hier hängen sie unter einander zusammen, verbinden sich aber auch mit der *V. deferentialis*. Längsanastomosenketten zwischen den Intervertebral- und Intercostalvenen zur Seite der Wirbelsäule, die als *V. vertebrales posteriores* bezeichnet werden könnten, existiren nicht. Das Blut der Wirbelsäule und der dorsalen Partien des Rumpfes strömt in den Wirbelvenenplexus kopfwärts, und nur an einzelnen Stellen treten stärkere Intervertebralvenen hervor, welche ein Abströmen des Blutes nach verschiedenen Gegenden hin ermöglichen. Eine solche Intervertebralvene, welche ziemlich schwach ist, schließt sich den *V. advehentes* der Nebenniere an. Eine zweite sehr mächtige der rechten Seite tritt in den Hohlvenenfortsatz der Leber ein, es ist die *V. hepatica advehens vertebralis*. Eine dritte sehr mächtige findet sich rechts als die vorderste im Brustraum und geht in weitem Bogen in die *V. cava superior sinistra* ein. Die Venen der ventralen Leibeswand werden zum Theil von der *V. abdominalis* aufgenommen, einige vereinigen sich außerdem zu einem Stamm, der an der kopfwärts gerichteten Spitze des linken Leberlappens in diesen eindringt und sich dem Pfortadernetze der Leber anschließt. Während dieser letztgenannte Venenstamm die Leber auf dem Wege des ventralen Lebergekrüses erreicht, dringt eine zweite Leibeswandvene direkt in die kopfwärts gerichtete Spitze des rechten Leberlappens, diese wurzelt in der entsprechenden Partie der dorsalen Leibeswand. Die Venen der Sternalgegend und der angrenzenden Partien der Brustwand münden in die beiden vorderen Hohlvenen ein.

Die Leberpfortader (*V. hepatica advehens intestinalis*) wurzelt mit der *V. mesenterica* im Mittel- und Enddarm. Ihr schließt sich die *V. gastero lienalis* an, welche das Blut aus der Milz und den dem Mesogastrium angehörigen Zweigen des Magens aufnimmt.

Hierauf passirt die so gebildete Pfortader unter Aufnahme von R. pancreaticis und einem Zweige vom Pylorustheil des Magens das Pankreas und erhält hierauf noch eine Verstärkung durch die Aufnahme einer V. coronaria ventriculi posterior, die sie im ventralen Magengekröse erreicht. Der letzte, zugleich aber auch der mächtigste Ast, den die Pfortader aufnimmt, bevor sie in die Leber eintritt, ist die V. abdominalis. Eine V. coronaria ventriculi anterior, welche mit der posterior anastomosirt, gelangt im ventralen Magengekröse direkt zur Spitze des linken Leberlappens.

Varanus arenarius zeigt sich somit in einem Punkte wesentlich verschieden von *Lacerta*, nämlich darin, dass ihm eine V. vertebralis posterior fehlt. Ein zweiter wichtiger Differenzpunkt betrifft die Lage der Wurzel der Abdominalvene, die sich bei *Varanus* als unmittelbare Fortsetzung der V. ischiadica präsentirt. Dieses Gefäß ist in seiner dorsal von den Nerven und Arterien der Hintergliedmaße gelegenen Verlauf als etwas Neues der Abdominalvenenwurzel der *Lacerta* nicht Entsprechendes zu betrachten. Dass die Venen der vorderen Brustwand in der Sternalgegend nicht in die Zweige münden, die als V. portae secundariae aufzufassen sind wie bei *Lacerta*, sondern in die vorderen Hohlvenen, findet in der Lage des Herzens und seiner großen Gefäße bei diesem Reptil seine Erklärung.

*Uromastix spinipes*¹.

So wie die hinten mit einander verschmolzenen Nieren in der Form den Nieren von *Lacerta* sehr ähnlich sind, so ähneln auch die Verhältnisse der V. renales advehentes sehr denen von *Lacerta*. Die V. caudalis theilt sich, sobald sie das gemeinschaftliche Hinterende beider Nieren erreicht hat, in die beiden V. renales advehentes. Sie sowohl wie ihre beiden Äste nehmen Zweige von den äußeren Geschlechtstheilen und der Kloake auf. Die V. renalis advehens verläuft in einer Rinne der ventralen Fläche jeder Niere, und liegt dabei an der lateralen Seite des Vas deferens. An der hinteren Grenze des vorderen Drittels der Niere mündet in sie die mächtige Vene der Hintergliedmaße, die V. ischiadica, welche, nachdem sie am lateralen Rande der Niere die Wurzel der Abdominalvene entlassen hat, sich wie bei *Lacerta* in eine tiefe quere Furche dieses

¹ Leider habe ich trotz vieler Bemühungen die Arbeit L. CALORI's (3), in der sich möglicherweise genaue Angaben über das Venensystem dieses Thieres vorfinden, nicht erhalten können.

Organs einbettet. Außer den zuführenden Zweigen, welche die V. renalis advehens an die Niere abgiebt, entsendet sie auch einzelne feine Äste an das Vas deferens. Der vorderste von diesen Zweigen begleitet das Vas deferens eine Strecke weit kopfwärts, um allmählich unter Abgabe feiner Zweigchen zu endigen.

Die V. renales revehentes sammeln ihr Blut in einem zwischen beiden Nieren, aber der rechten näher als der linken gelegenen Stamm. Dieser Stamm setzt sich am Kopffende der rechten Niere, deren medialem Rande anlagernd, in die rechte V. renalis revehens fort. Aus ihm geht jedoch vorher im Bogen der linke, etwas schwächere Wurzelast der V. cava inferior (der V. renalis revehens sinistra anderer Formen entsprechend) hervor, nimmt noch, an die mediale Seite des Vorderendes der linken Niere angelagert, aus dieser die V. revehentes auf, um nun an der Seite der Aorta in einiger Entfernung von ihr kopfwärts zu verlaufen. An der lateralen Seite jeder dieser beiden Wurzeläste der V. cava inferior liegt das Vas deferens, welches seine abführenden Venenzweige in dieses Gefäß entlässt. Beim Weibchen münden in dieser Verlaufsstrecke in die beiden Gefäße eine ziemlich große Zahl von Oviductvenen, ganz ähnlich wie bei *Lacerta*, einige kopfwärts gelegene Oviductvenen schließen sich jedoch auch den Ovarialvenen an.

Das Gefäß der linken Seite biegt dann, ähnlich wie bei anderen Formen, ab und wendet sich ventral von der Aorta nach rechts, um mit dem rechtsseitigen Gefäße zur V. cava inferior zu verschmelzen. Dieses mächtige Gefäß tritt hierauf in den auch hier ziemlich gut entwickelten, langen Hohlvenenfortsatz der Leber ein. An der Umbiegungsstelle der linken V. renalis revehens lagert der linke Hode, Nebenhode und Nebennieren, welche Organe ihr Blut durch zahlreiche Äste in die genannte Vene ergießen. Beim Weibchen finden wir an der gleichen Stelle Ovarium und Nebenniere, aus denen ebenfalls an gleicher Stelle zahlreiche Venen einmünden. Der rechte Hode liegt in dem Winkel zwischen V. cava inferior und Querstück ihres linken Wurzelastes, in den er auch eine Vene entsendet, befestigt, während die übrigen Venenzweige des Hodens zu einem Stamme vereinigt, an der lateralen Circumferenz der hinteren Hohlvene in diese münden. Nebenhode und Nebenniere liegen an der lateralen Seite der Vena cava inferior und ihres rechten Wurzelastes, und die Venen aus ihnen münden in die beiden benachbarten Gefäßabschnitte ein. Das rechte Ovarium liegt der ventralen Seite der V. cava inferior, an deren medialer Seite sein Gekröse haftet,

auf und entlässt seine Venen nicht nur von seinem Kopfe aus in den Stamm der hinteren Hohlvene, sondern auch von seinem Schwanzende in das Querstück ihres linken Wurzelastes.

Die Wurzel der Abdominalvene passirt wie bei *Lacerta* an der ventralen Seite der einfach vorhandenen Arterie der Hintergliedmaße (bei *Uromastix* greift nur eine segmentale Arterie auf die Extremität über) vorbei, nimmt eine Intervertebralvene, sowie einige Zweige von der Beckenwand auf und wendet sich an die vordere Bauchwand unter dem Ansatzpunkt des Fettkörpers. Dort, wo sie diese Wendung macht, entlässt sie rechts eine Längsvene, die subperitoneal entsprechend den Rippenenden eine Strecke weit kopfwärts verläuft. In der Höhe des Hohlvenenfortsatzes der Leber biegt die Vene medianwärts ab und geht, bedeutend stärker geworden, als *V. hepatica advehens* in den Hohlvenenfortsatz der Leber über.

In diese Längsvene münden direkt sechs Intercostalvenen und kopfwärts von diesen zwei mittels eines gemeinsamen Stammes, und verbinden sie, indem sie von der Wirbelsäule herkommen, mit dem Wirbelvenenplexus. Eine Intervertebralvene der rechten Seite biegt sich zur Nebenniere und vertheilt sich an dieser sowie am Nebenhoden als *V. advehens*. Linkerseits ist eine ähnliche Längsvene vorhanden wie rechts. In sie münden sechs Intercostalvenen wie rechts, doch wird sie kopfwärts schwächer und hängt nahe der Einmündungsstelle der vordersten Intercostalvene in sie, mit der *V. advehens* der linken Nebenniere und des linken Nebenhodens zusammen. Diese entsteht aus einer Intercostalvene und mehreren subperitoneal verlaufenden Bauchwandvenen. Außerdem besteht aber noch eine *V. advehens* der Nebenniere und des Nebenhodens, die der der rechten Seite entspricht, in Form einer Intervertebralvene, die an den caudalen Pol der Nebenniere herankommt und sich mit der zweiten Vene verbindet. Eine *V. vertebralis posterior* wie bei *Lacerta* besteht nicht. Am vorderen Ende der Bauchregion tritt dagegen jederseits eine Vertebralvene hervor, die sich in die *V. subclavia* ergießt, nachdem sie ventral vom Plexus und der *A. brachialis* vorbeipassirt ist.

Venen der hinteren Extremität. Eine Vene sammelt das Blut des Fußrückens, verläuft subcutan über die Dorsalseite des Unterschenkels, passirt hierauf den fibularen Rand des Kniegelenkes und setzt sich als *V. ischiadica*, indem sie zwischen die Muskeln des Oberschenkels an die Seite des *N. ischiadicus* und der *A. ischiadica* gelangt ist, fort, um mit diesen Gebilden das Becken zu erreichen. Die zweite Wurzel der *V. ischiadica* bildet eine Vene, die vom Tibialrande der ersten Zehe herkommend, Venen vom Sprunggelenke

und der Planta aufnimmt, in einer Muskelrinne der Tibialseite des Unterschenkels verläuft und gedeckt von den oberflächlichen Beugern des Fußgelenkes, in die Kniekehle gelangt. Bei diesen beiden Venen, die die Hauptvenen der Extremitäten sind, gelang mir die Injektion, die kleineren Venen ließen sich jedoch nicht füllen, so dass das erhaltene Bild immerhin als ein höchst unvollständiges bezeichnet werden muss. — Venen der vorderen Extremität. Eine Vene sammelt das Blut vom Handrücken und verläuft im Sulcus radialis antibrachii und der Radialfurche zwischen Beugern und Streckern des Oberarmes proximalwärts. Die zweite Hauptvene des Vorderarmes liegt an dessen Ulnarseite und setzt sich auf den Oberarm fort, wo sie in der ulnaren Furche zwischen Beuge- und Streckmuskeln verläuft; es ist dies die ulnare Randvene. In die Vene des radialen Randes der Extremität mündet eine quer unter dem M. radialis internus verlaufende Vene, welche ihr Blut aus Venen der Palma bezieht, unmittelbar proximalwärts vom Handgelenk. Aus dieser quer verlaufenden Vene entspringen drei längs verlaufende Venen, von denen eine oberflächlich, die beiden anderen in der Tiefe zwischen den Beugern des Vorderarmes verlaufen und sich in einen gemeinsamen Stamm ergießen, der distalwärts vom Epicondylus ulnaris sich in die ulnare Randvene ergießt. Ulnare und radiale Randvene hängen dann durch eine schiefe, in der Ellbogenbeuge verlaufende Vene mit einander zusammen. Diese Anastomose bezieht Zweige aus der Tiefe von den Muskeln und dem Gelenke. Die ulnare Randvene bildet in ihrer geraden Fortsetzung die V. subclavia, welche dorsal vom Plexus und A. brachialis verläuft, um kopfwärts von diesen Gebilden die früher erwähnte Vertebralvene aufzunehmen und hierauf mit der V. jugularis zusammenzumünden.

Sehr complicirt gestaltet sich die Einmündung der radialen Randvene in die Hauptvene des Armes. Dieses Gefäß wendet sich nämlich zwischen Deltamuskel und M. triceps dorsalwärts, am langen Kopf des Triceps angelangt, theilt es sich in zwei Äste, von denen der proximale nach Aufnahme kleiner Äste vom Rücken zwischen M. latissimus dorsi und dem langen Kopf des M. triceps in die Tiefe steigt und mit der Hauptvene des Armes zusammenmündet. Der distaler gelegene Ast dringt unter den langen Kopf des Triceps ein, dabei umgreift einer seiner Zweige die Sehne des M. latissimus dorsi von deren distaler Seite her und mündet hierauf in die Hauptvene des Armes (Oberarmabschnitt der ulnaren Randvene). Ein zweiter Zweig umgreift von innen her den langen Kopf des M. triceps und vereinigt sich mit dem proximalen Aste der medialen Randvene, und schließlich vereinigt sich der distale Ast der radialen Randvene mit dem proximalen knapp vor dessen Einmündung in die Hauptvene des Armes. Noch complicirter wird das Bild dadurch, dass zahlreiche aus der Tiefe kommende Muskelvenen, sowie geflechtartig unter einander verbundene Venenzweige aus dem M. latissimus dorsi in die einzelnen Venenstämme einmünden. Von der ventralen Seite mündet in die Armvene eine mächtige V. thoracica anterior, welche die Venen aus den Pectoralmuskeln sammelt.

Die V. hepatica advehens intestinalis entsteht aus dem Zusammenflusse dreier Venen, der V. mesenterica posterior, welche vom Enddarm, der V. mesenterica anterior, welche vom Dünndarm, und der V. gastero lienalis, welche das Blut der Milz und der im Mesogastrium verlaufenden Venen des Magens sammelt. Die durch den

Zusammenfluss dieser drei Stämme gebildete Pfortader passirt hierauf das Duodenum an dessen dorsaler Circumferenz und nimmt bei dieser Gelegenheit eine mächtige Magenvene auf, die aus dem Zusammenflusse zweier Stämme entsteht. Einer von diesen, der mit den Magenästen der *V. gastroduodenalis* zusammenhängt, verläuft im Mesogastrium, der zweite Zweig (*V. coronaria ventriculi*) verläuft der kleinen Magenkurve entlang im Ansätze des ventralen Magen-gekrüses. Weiterhin verläuft die Pfortader mit dem *Ductus choledochus* und der *A. hepatica* in der Nähe seines freien Randes, in das ventrale Darmgekröse eingebettet, zur Leber, bevor sie jedoch dieses Organ erreicht hat, ergießt sich in sie die *V. abdominalis*. Dieses Gefäß, dessen Wurzeln früher beschrieben wurden, sammelt das Blut der Fettkörper, der Harnblase und eines Theiles der vorderen Bauchwand. Dort, wo die beiden Wurzeln der Abdominalvene sich zu einem gemeinsamen Stamme vereinigen, mündet eine median unter der Haut gelegene Vene, welche von der ventralen Beckenwand, vielleicht auch noch von den in der Nachbarschaft haftenden Muskeln der Extremität ihr Blut zugeführt erhält. Der im freien Rande des ventralen Lebergekrüses verlaufende Abschnitt der Abdominalvene zeigt eine spirale Drehung, welche an die spirale Drehung des Pfortaderstammes bei *Lacerta* erinnert.

An die Leber herangetreten, giebt die Pfortader zunächst einen mächtigen rechten Ast ab, der links von der Gallenblase eindringt und in den, sowie in seine Zweige, sich die Gallenblasenvenen ergießen. Die Fortsetzung des Pfortaderstammes löst sich hierauf in der Leber in seine Zweige auf. Außer der bereits erwähnten *V. hepatica adheans*, welche in einer Anastomosenkette zwischen den hinteren Intercostalvenen und der Abdominalvenenwurzel ihren Ursprung hat, finden sich noch einige andere accessorische Pfortadern. Erstens eine Vene, welche in der Fortsetzung der *V. abdominalis* in der Mittellinie an der Bauchwand kopfwärts verläuft und sich in einiger Entfernung von der *V. abdominalis*, nachdem sie eine größere Zahl von Bauchwandvenen aufgenommen hat, auf dem Wege des ventralen Lebergekrüses zur Leber biegt, um in dieses Organ einzudringen und sich seinen Pfortaderzweigen anzuschließen. (In einem zweiten Exemplare war die eben beschriebene Vene mächtig erweitert und leitete die Hauptmasse des Abdominalvenenblutes zur Leber, während der im freien Rand des ventralen Lebergekrüses verlaufende Stamm der Abdominalvene recht schwach war. Bei einem dritten Exemplar lagen die Verhältnisse ähnlich wie bei dem ersten.)

Zweitens kommt eine *V. hepatica advehens* von dem ventralen Theil der Innenfläche des Brustkorbes, schließt sich in ihrem Verlauf an die *V. cava inferior* an und dringt neben diesem Gefäß und ventral von ihm in die Leber ein. Drittens fungirt eine *V. oesophagea*, welche die Leber auf dem Wege des ventralen Darmgekröses erreicht, als *V. hepatica advehens*. Dieses Gefäß ist desshalb besonders bemerkenswerth, weil seine vorderen Wurzeläste ihr Blut aus einem herrlichen Venenplexus der Submucosa des Ösophagus beziehen. Dieser Plexus beginnt kopfwärts unmittelbar vor der Region, in der die Aortenbogen gelegen sind. und reicht nach rückwärts bis über die Zusammenflussstelle der beiden dorsalen Aortenwurzeln hinaus. Die drei hintersten Wurzeläste der genannten *V. oesophagea* theiligen sich nicht an der Bildung dieses Plexus. Der Hauptunterschied zwischen dem Venensystem von *Uromastix* und *Lacerta* besteht also vor Allem wieder in dem Mangel der Längsanastomosenkette zwischen den segmentalen Venen zu beiden Seiten der Wirbelsäule (*V. vertebralis posterior*). die theilweise durch eine Längsanastomosenkette zwischen den Intercostalvenen im Bereiche des lateralen Theiles der dorsalen Leibeswand ersetzt erscheint. Der zweite Unterschied bezieht sich auf die in den Hohlvenenfortsatz der Leber eintretende *V. hepatica advehens*. Dagegen zeigt *Uromastix* rücksichtlich seines Nierenvenensystems eine besonders große Ähnlichkeit mit *Lacerta*.

Anguis fragilis.

Die *V. caudalis* nimmt bei ihrem Verlaufe dorsal von der Kloake Zweige von dieser sowie von den äußeren Geschlechtstheilen auf und theilt sich hierauf in ihre beiden Äste, die am caudalen Ende der Nieren die Wurzeln der Abdominalvene entlassen, nachdem sie kurz vorher einen äußerst schwachen Zweig vom rudimentären Becken aufgenommen haben, und verlaufen an der ventralen Fläche jeder Niere, an deren Lappen Zweige abgebend, bis an ihr vorderes Ende. Während ihres Verlaufes an der Niere erhält jede *V. renalis advehens* Zuflüsse aus mehreren segmentalen Venen der Leibeswand, von denen zwei bis drei neben den Wirbelkörpern (intervertebral) hervortreten, während drei bis vier auf jeder Seite in einiger Entfernung von der Wirbelsäule aus der Leibeswand hervorkommen. Alle diese kleinen Venen gelangen durch die Zwischenräume zwischen den Nierenlappchen an den Hauptstamm der *V. renalis advehens*¹.

¹ Ganz ähnliche Angaben macht auch JOURDAIN (25 pag. 177).

Am Kopfe der Niere endlich fällt regelmäßig eine Vene auf, welche neben der Wirbelsäule aus einer kurzen Längsanastomose zwischen mehreren segmentalen Venen entsteht und über den Kopf- und den vordersten Nierenlappen herüberzieht, diesen mit Zweigen versorgt und sich mit dem vorderen ganz schwachen Ende der *V. renalis advehens* verbindet.

Die hintere Hohlvene wurzelt mit zwei Ästen in den Nieren. Jeder Ast liegt an der medialen Seite einer Niere und hängt mit dem der Gegenseite an seinem caudalen Ende durch eine starke Anastomose zusammen, in welche sich eine kleine, schwache, kurze, median zwischen beiden Nieren vom Hinterende derselben her verlaufende Vene ergießt. Die beiden Äste der hinteren Hohlvene empfangen zahlreiche Zweige aus dem *Vas deferens*, Nebennieren, Hoden, Nebenhoden (beim Weibchen vom Oviduct, den Ovarien und Nebennieren) und vereinigen sich in ähnlicher Weise wie bei *Lacerta viridis* zur *V. cava inferior*, welche noch Zweigchen aus dem vordersten Abschnitte des Hodens der rechten Seite aufnimmt, um hierauf in den Hohlvenenfortsatz der Leber einzutreten und dieses Organ seiner ganzen Länge nach zu durchsetzen, wobei sie die *V. hepaticae revehentes* aufnimmt.

Wie bei *Lacerta* besteht auch hier ein Pfortadersystem der Nebenniere, welches Organ einen zuführenden Zweig aus dem System der Vertebralvenen erhält. Ob dieser Zweig auch an den Nebenhoden Ästchen abgibt, konnte ich an meinen Präparaten nicht mit voller Sicherheit nachweisen. Über das System der Vertebralvenen lässt sich Folgendes feststellen. Die Intercoostal- und Intervertebralvenen von etwa fünf bis sechs hinter dem Herzen gelegenen Segmenten sammeln ihr Blut in einem Längsstamm *V. vertebralis posterior*, welcher in die *V. jugularis* mündet. Dieser neben der Wirbelsäule gelegene Längsstamm ist paarig, wenn auch nicht immer auf beiden Seiten gleich stark entwickelt. Die Intercoostal- und Intervertebralvenen der weiter schwanzwärts gelegenen Segmente, etwa bis zur Mitte der Leber, sammeln ihr Blut zu zweit, dritt oder viert von beiden Seiten her in Venenstämmen, welche an der linken Seite der Aorta vorbei ins dorsale Darmgekröse und von da am Ösophagus und Magen vorbeiziehen. bei dieser Gelegenheit Zweige von diesen Darmabschnitten aufnehmen und schließlich durch das ventrale Darmgekröse die dorsale Kante der Leber zu erreichen, um sich in diesem Organ mit den Pfortaderzweigen zu verbinden. Die Zahl dieser Zweige beträgt sechs oder acht. Eine weitere Verbindung der

Rumpfvenen mit dem Pfortadersystem der Leber besteht am caudalen Ende dieses Organs, wo eine oder zwei Vertebralvenen in den Hohlvenenfortsatz eintreten. Diese letzteren sind, da sie im Hohlvenengekröse verlaufen, der *V. hepatica advehens vertebralis* der *Lacerta* zu vergleichen.

Die *V. mesenterica* wurzelt im Enddarm und verläuft im dorsalen Darmgekröse kopfwärts, sich durch zahlreiche vom Darm herkommende Zweige allmählich verstärkend. An der Stelle, wo sie das Pankreas erreicht, nimmt sie die *V. gastero lienalis* auf, eine Vene, welche nebst dem Blute der Milz auch das aus jenem Theile der dorsalen Magenwand empfängt, welcher sein Blut nicht an die früher erwähnten Zweige der Vertebralvenen abgeben kann, doch anastomosirt diese Magenvene kopfwärts mit den übrigen. Hierauf durchzieht die *V. mesenterica* das Pankreas, aus dem sie, sowie aus dem, dem Pankreas zunächst gelegenen Magenabschnitte kleine Venenzweige aufnimmt, und empfängt weiter noch in einiger Entfernung von der Leber die *V. abdominalis* (Fig. 18 *V.a*). Die Wurzeln dieses Gefäßes wurden bereits erwähnt, und verhält es sich bezüglich seiner Zweige ähnlich wie bei *Lacerta*. Knapp vor der Leber nimmt die so gebildete Pfortader noch zwei Magenvenen auf, welche von dem ursprünglich ventral gerichteten Magenabschnitte herkommen. An der Leber angelangt, theilt sie sich hinter der Gallenblase in einen schwächeren rechten für die caudale Fortsetzung der Leber und einen stärkeren linken Zweig, welcher der Hauptmasse der Leber das Blut zuführt. Beide Zweige nehmen Ästchen von der Gallenblase auf.

Die Venen der vorderen Bauchwand (Fig. 18), vor dem Gebiete der *V. abdominalis*, bilden vier bis fünf Stämmchen, welche im ventralen Lebergekröse (*V.L.G*) verlaufend, an die Leber herantreten und sich ihrem Pfortadernetze anschließen. Das hinterste dieser Stämmchen kann (ich sah dies in einem Fall) noch in den Stamm der Pfortader an ihrer Theilungsstelle einmünden. Das vorderste Stämmchen erreicht die Leber dort, wo an ihrer ventralen Oberfläche bereits die *V. cava inferior* erscheint. In hohem Grade bemerkenswerth ist ein im ventralen Lebergekröse von der ventralen Bauchwand in sanftem Bogen kopfwärts zur Leber verlaufender Strang (*U.V.R*), welchen ich seiner Lage nach von vorn herein für einen Rest der obliterirten Nabelvene hielt. Dass dieser Strang aber thatsächlich ein Rest der obliterirten Umbilicalvene sein dürfte, ersehe ich aus den Lagebeziehungen der *V. umbilicalis* zur Leber

eines nahezu ausgebildeten Embryo von *Anguis fragilis*, den ich in eine Schnittserie zerlegt hatte. Auch konnte ich hier mit vollkommener Sicherheit nachweisen, dass auch bei *Anguis fragilis* der Stamm der Abdominalvene nie aus der Umbilicalvene hervorgehen resp. einen Rest derselben darstellen könne, da sie bei dem untersuchten Embryo selbständig neben der Umbilicalvene bereits wohl ausgebildet besteht und mit dieser nirgends in Verbindung steht. Der besprochene Strang kreuzt während seines Verlaufes die zur Leber ziehenden Bauchwandvenen und erreicht selbst dieses Organ etwa 1—1½ cm hinter seinem Kopfende.

Pseudopus Pallasii.

Ein männliches Exemplar, dessen Gefäße ziemlich vollständig zu injiciren ich Gelegenheit hatte, zeigte in jeder Beziehung ähnliche Verhältnisse seines Venensystems wie *Anguis fragilis*, so dass eine detaillirte Beschreibung der hier gefundenen Verhältnisse überflüssig erscheint. Zu erwähnen wäre nur, dass hier so wie bei *Anguis fragilis* ein wohl entwickeltes Pfortadersystem der Nebennieren, aber außerdem auch eine Vertheilung von Zweigen aus der V. suprarenalis advehens am Nebenhoden und Vas deferens gefunden werden konnte, so dass auch bei dieser Form wie bei *Lacerta* der Nebenhode und das Vas deferens zweierlei Venenzweigeichen besitzen. Als zuführende Zweige dieses Pfortadersystems der genannten Organe fungiren vier Zweige aus Intercostal- und Intervertebralvenen vier auf einander folgender Segmente, welche am Dorsalende des Nebenhodens einen Längsstamm bilden, aus welchem dieses Organ sowie die Nebenniere zuführende Zweige erhält. Die hinteren Partien des Vas deferens erhalten Zweige von der V. renalis advehens, an deren medialer Seite es liegt. Weiter findet sich ein äußerst schwacher Zweig aus dem System der Vertebralvenen, der dort, wo der Stamm der hinteren Hohlvene beginnt, in dieses Gefäß einmündet. Dieser Venenzweig ist aber, wie schon erwähnt, sehr unbedeutend und nimmt einige Zweigeichen aus dem Gekröse auf. Vielleicht handelt es sich in dem vorliegenden Falle gerade in diesem Punkte um eine Abweichung von der Norm. Eine weitere Verschiedenheit von den bei *Anguis* gefundenen Verhältnissen besteht in dem Vorkommen zweier viel weiter als dort aus einander liegender, im Hohlvenengekröse zur Leber verlaufender V. advehentes vertebrales. Außerdem sehe ich bei meinem *Pseudopus* nur zwei

Venen der vorderen Bauchwand kopfwärts von der Abdominalvene vorkommen. Diese beiden stehen durch eine schwache Längsanastomose in der Mittellinie und der vorderen Bauchwand mit einander in Verbindung. Die caudalwärts im ventralen Lebergekröse verlaufende erreicht noch den rechten Leberast der Pfortader, der hier mehr die direkte Fortsetzung des Pfortaderstammes bildet, und senkt sich in diesen ein, die vordere dagegen tritt ganz vorn in die Leber ein. Auch bei *Pseudopus* finde ich im ventralen Lebergekröse einen Bindegewebsstrang, der als Rest der V. umbilicalis aufgefasst werden kann. Dieser Strang tritt, in meinem Exemplar in ähnlicher Weise verlaufend wie bei *Anguis*, an die vordere von den beiden früher erwähnten Bauchwandvenen heran und macht es den Eindruck, als würde das der Leber zunächst gelegene Stück dieser Vene seine Fortsetzung bilden und somit aus der V. umbilicalis hervorgegangen sein.

Wenn wir nun fragen, welches denn derjenige Theil des Venensystems sei, in welchem sich *Pseudopus* und *Anguis* am meisten von *Lacerta* unterscheidet, so müssen wir sagen, dass es das System der Vertebralvenen sei. Dieses System erscheint nämlich bei den genannten Formen nicht mehr auf der Höhe einer Ausbildung wie bei *Lacerta* oder gar *Chamaeleo*. Vielmehr erscheint der Stamm der Vertebralvene dadurch unterbrochen, dass er durch neugebildete, in größerer Zahl vorhandene Anastomosen mit dem System der Leberpfortader neue Abflussbahnen gewonnen hat, die, wie es scheint, günstigere Abflussbedingungen gewähren wie der Stamm der Vertebralvene selbst. Dort, wo keinerlei Verbindungen zwischen Vertebralvenenstamm und Leberpfortader bestehen wie bei *Chamaeleo*, finden wir daher das System der Vertebralvenen am höchsten entwickelt. Bei *Anguis* und *Pseudopus* dagegen sehen wir Zustände auftreten, die uns ungezwungen zu den Verhältnissen hinüberleiten, wie sie uns bei den Schlangen entgegentreten, wo der Vertebralvenenstamm bis auf einen kleinen Rest geschwunden ist, und die sich wahrscheinlich durch allmähliche Anpassung des Venensystems an den den Schlangen ähnlichen Körperbau aus Verhältnissen, wie sie etwa bei *Lacerta* gefunden werden, entwickelt haben.

Krokodile.

Über das Venensystem der Krokodile verdanken wir JACQUART (21), RATHKE (39) und JOURDAIN (25) ziemlich ausführliche und genaue

Angaben. C. K. Hofmann hat RATHKE's und JACQUART's Angaben in BroxN's Klassen und Ordnungen des Thierreichs (Reptilien) größtentheils wiedergegeben und ich kann mir daher, indem ich auf diese Angaben verweise, eine Wiederholung bekannter Thatsachen ersparen. Doch stimmen RATHKE's und JACQUART's Angaben in manchen Punkten nicht überein und ich möchte hier betonen, dass nach meinen Untersuchungen an einem gut injicirten etwa 1 m langen Exemplar von *Alligator lucius* die Verhältnisse des Venensystems gerade mit Rücksicht auf die nicht übereinstimmenden Angaben der beiden genannten Forscher so gefunden werden, wie sie JACQUART (dessen Angaben übrigens auch von Jourdain bestätigt wurden) beschrieben und abgebildet hat. Über die V. vertebrales macht RATHKE sehr genaue Angaben, nur in einem Punkte vermag ich diesem Forscher nicht beizustimmen. RATHKE beschreibt nämlich (pag. 257), dass die segmentalen Venen der Lendengegend (V. lumbales transversae) durch neben der Wirbelsäule verlaufende Anastomosen mit den V. renales revehentes in Verbindung stehen. Derartige Anastomosen kann ich nicht auffinden. Ich vermute, dass es die V. suprarenales advehentes, die von Jourdain zuerst beschrieben wurden, waren, welche RATHKE für solche Anastomosen angesehen hat, was mir um so wahrscheinlicher erscheint, als die Nebennieren den V. renales revehentes unmittelbar anliegen. Auch ist, wenn ihre V. advehentes und revehentes nicht mit verschieden gefärbten Injektionsmassen erfüllt sind, eine solche Täuschung fast unvermeidlich.

Eine weitere sehr bemerkenswerthe Angabe RATHKE's, welche schon an anderer Stelle erwähnt wurde, möchte ich hier noch besonders hervorheben. Die paarige V. abdominalis (RATHKE nennt sie V. epigastrica) wurde früher stets (vgl. JACQUART [21] und Jourdain [25]) als V. umbilicalis beschrieben und als selbstverständlich angenommen, dass die beiden Venen den V. umbilicales entsprechen oder vielmehr aus ihnen hervorgegangen seien. Aus den Angaben von RATHKE jedoch geht hervor, dass die V. umbilicalis wenigstens in späteren Entwicklungsstadien wie bei anderen Amnioten ein unpaares Gefäß ist und neben den V. abdominales vorkommt. Merkwürdig ist jedoch die Einmündung dieser V. umbilicalis in den linken Ast der Pfortader und das Fehlen eines Ductus venosus, an dessen Stelle eine Anastomose zwischen linkem Pfortaderast und V. hepatica (revehens) sinistra getreten ist. Somit entstehen bei den Krokodilen die V. abdominales nicht aus den wahrscheinlich so wie bei den anderen Amnioten ursprünglich paarigen V. umbilicales.

Das Venensystem der Krokodile weicht in einigen Punkten recht wesentlich von dem der übrigen Saurier ab. Was zunächst das System der *V. renales advehentes* anlangt, so ist vor Allem die Verbindung der beiden Caudalvenenäste mit den Wurzeln der Leberpfortader, den *V. haemorrhoidales*, hervorzuheben, was einigermaßen an die mächtige Verbindung der Pfortader mit den Derivaten des Beckenabschnittes der hinteren Cardinalvenen bei den Vögeln erinnert. Ein zweiter Punkt, in dem sich die Krokodile von allen übrigen Sauriern unterscheiden, besteht in der Art der Vertheilung der in zwei Äste sich spaltenden *V. renalis advehens* an der Niere, andererseits ähneln die Verhältnisse der Abdominalvenenwurzel zur *V. renalis advehens* und den Venen der Hintergliedmaße wieder sehr den bei *Varanus* gefundenen (vgl. Fig. 17 und die diesbezügliche Abbildung JACQUART's [21]), welche Form sich also in dieser Richtung am nächsten den Krokodilen anschließen würde. Auch der seiner ganzen Länge nach bis zwischen die Nieren hinein einheitliche Stamm der *V. cava inferior* findet sich nur bei den Krokodilen, stellt aber, wenn wir die Entwicklung des Venensystems von *Lacerta* berücksichtigen, gewissermaßen einen niederen Entwicklungszustand dar, indem sich der Zustand paariger Wurzeläste bei den Sauriern aus einem Zustand entwickelt hat, in welchem ein median gelegener unpaarer, nur an seinem caudalen Ende gespaltenen Stamm vorhanden war. Endlich ist die paarige Abdominalvene nicht minder als etwas den Krokodilen, mit Rücksicht auf die übrigen Saurier, Besonderes hervorzuheben. Auf die im Bereiche der *V. hepaticae advehentes* sich ergebenden Verschiedenheiten will ich nicht näher eingehen, nur erwähnen, dass eine *V. hepatica advehens vertebralis* wie bei *Lacerta* und Anderen nicht vorkommt. Das System der *V. vertebralis posterior* erscheint hochgradig, wenn auch nicht so vollständig rückgebildet wie etwa bei *Varanus arenarius* oder *Uromastix spinipes*.

Entwicklung des Venensystems der Natter.

Die Entwicklung des Venensystems der Natter weicht in manchen Punkten von dem bei *Lacerta* gefundenen Entwicklungsgang dieses Systems ab, doch sind die Differenzen keineswegs so beträchtliche, wie sie thatsächliche sein müssten, wenn die Beschreibung, welche uns RATHKE von der Entwicklung des Venensystems der Natter gegeben hat, eine in allen Punkten zutreffende wäre. Folgen wir der Beschreibung RATHKE's und nehmen wir dieselbe als richtig

an, so würden sich vor Allem mit Rücksicht auf die erste Entwicklung und die Umbildung im System der *V. omphalomesentericae* und der *V. umbilicales* principielle Verschiedenheiten von dem gleichen Verhalten bei *Lacerta* und allen übrigen darauf hin untersuchten Amnioten ergeben. Doch ist gerade die Beschreibung dieser Verhältnisse bei RATHKE vollkommen unrichtig und als eine verfehlte zu bezeichnen. Offenbar waren die Hilfsmittel, welche RATHKE bei seinen Untersuchungen zur Verfügung standen, nicht geeignet, ihm die Dinge genügend klar vor Augen zu führen. Macht es ja doch dem mit den Hilfsmitteln moderner Technik arbeitenden Forscher manchmal große Schwierigkeiten, sich hierbei zurechtzufinden. Die späteren Stadien der Entwicklung des Venensystems, die zu erforschen durch Präparation bei schwacher Vergrößerung möglich war, hat RATHKE bis auf einen die Umbilicalvene betreffenden Punkt mit wahrhaft bewundernswerther Genauigkeit und äußerster Sorgfalt geschildert.

RATHKE giebt für die jüngsten von ihm untersuchten Embryonen an, dass bei diesen die *V. jugulares* und *cardinales posteriores*, sowie eine *V. omphalomesenterica*, die durch die Vereinigung der beiden aus dem Fruchthof stammenden Venen gebildet wurde, entwickelt waren. Die beiden *Ductus Cuvieri* sollen sich mit der unpaaren *V. omphalomesenterica* zum *Sinus venosus* vereinigen. Bezüglich der *V. cardinales* konnte ich bei Embryonen, die um Weniges jünger, gleich alt und etwas älter waren als das von RATHKE abgebildete jüngste Stadium, feststellen, dass sie stets als einheitliche Gefäße an der Dorsalseite der Urnierenanlage zu finden sind und dass sie im Gegensatze zu *Lacerta* den vordersten Abschnitt der Urniere nicht durchströmen, indem sie sich in mehrere Gefäßröhren auflösen, sondern als einheitliche Gefäße bis zur Mündung in den *Ductus Cuvieri* zu verfolgen sind.

Bezüglich der *V. omphalomesentericae* vermag ich anzugeben, dass dieselben in frühen Stadien nicht mit einander verschmelzen und einen gemeinschaftlichen Stamm bilden, wie RATHKE angiebt, sondern sich so verhalten wie bei *Lacerta*, nur dass das linke Gefäß viel schwächer ist als das rechte. Auch finde ich bei Embryonen, wie sie den jüngsten von RATHKE abgebildeten und beschriebenen entsprechen, bereits wohl entwickelte *V. umbilicales* vor, von denen jede mit der *V. omphalomesenterica* ihrer Seite einen gemeinschaftlichen Stamm bildet, der rechts um ein gutes Stück länger ist als links (Fig. 10). Immerhin ist aber auch der rechte Stamm noch verhältnismäßig kurz. Jeder von den beiden Stämmen ergießt sein

Blut in den Ductus Cuvieri seiner Seite. Es bestehen also bei Embryonen von *Tropidonotus natrix* in frühen Entwicklungsstadien dieselben vier Venenpaare wie bei Embryonen von *Lacerta*, und in ganz ähnlicher Anordnung wie dort.

Aus den paarigen V. omphalomesentericae nun entwickelt sich, in ganz ähnlicher Weise wie bei *Lacerta*, ein unpaarer Gefäßstamm. Diese Veränderung erfolgt theilweise unter dem Einflusse der sich entwickelnden Leber. Zunächst entwickelt sich dorsal von der Darmpforte, caudalwärts von der Anlage des Pankreas, eine immer mächtiger werdende Anastomose zwischen den beiden V. omphalomesentericae, welche es ermöglicht, dass das Blut aus dem peripheriwärts von der Anastomose gelegenen Abschnitte der V. omphalomesenterica sinistra in den centralen Abschnitt der V. omphalomesenterica dextra hinübergelangen kann (vgl. Schema 13). Dies hat zur Folge, dass der ohnehin schon schwache centrale Abschnitt der V. omphalomesenterica sinistra bis auf ein kurzes Stück vor ihrer Einmündung in die V. umbilicalis sinistra und schließlich völlig zu Grunde geht (vgl. Schema 13). Indem die Darmrinne sich allmählich immer weiter nach rückwärts zum Darmrohre abschließt, wodurch die vordere Darmpforte eine Verschiebung in der Richtung caudalwärts erfährt, legen sich die beiden V. omphalomesentericae an der ventralen Seite des Darmrohres an einander und verschmelzen auf eine kurze Strecke weit mit einander, so dass nun der caudalwärts von der Pankreasanlage gelegene Darmabschnitt in einer Veneninsel steckt (vgl. Schema 13). Der der rechten V. omphalomesenterica angehörige Theil der Veneninsel geht nun rasch zu Grunde, was zur Folge hat, dass aus dem ursprünglichen Venenpaar nun ein unpaarer Venenstamm entstanden ist, welcher aus der ventral vom Darm erfolgenden Verbindung zweier Venen, der rechten und linken Dottervene, entsteht, an der linken Seite des Darmes vorbei an dessen dorsale Seite unmittelbar caudalwärts von der Pankreasanlage gelangt, diese kreuzt und hierauf rechts vom Darm in die Leberanlage eintritt. Dieses so gebildete, den Darm in einer Spiraltour umgreifende Gefäß (vgl. Schema 14) besteht somit in seinem peripheren Abschnitte aus den verschmolzenen V. omphalomesentericae beider Seiten, hierauf aus einem Stücke der linken Vene, dann aus der dorsal vom Darm entwickelten ersten Anastomose zwischen rechter und linker V. omphalomesenterica, und endlich in seinem centralen Abschnitt aus der V. omphalomesenterica dextra, die jedoch, wie gleich gezeigt werden soll, mit der V. umbilicalis dextra in dieser

Strecke zu einem gemeinschaftlichen Stamme verschmolzen ist (vgl. Schema 14).

Von den beiden *V. umbilicales* zeigt die rechte ein von dem bei *Lacerta* geschilderten, wesentlich abweichendes Verhalten. während die linke, vorerst wenigstens, keine Abweichung erkennen lässt. Die *V. umbilicalis dextra* ist nämlich, da die *Splanchnopleura* mit der *Somatopleura* rechterseits vom *Ductus Cuvieri* an caudalwärts bis zur Höhe der Pankreasanlage verwachsen ist, so weit diese Verbindung der Darm- mit der Leibeswand reicht, mit der *V. omphalomesenterica dextra* zu einem gemeinschaftlichen Stamme verschmolzen, der an der rechten Seite der Leberanlage seinen Verlauf nimmt, wie dies aus der, einen Durchschnitt durch die Gegend der Leberanlage eines jungen *Tropidonotus*-Embryo darstellenden Fig. 10 hervorgeht. Dieser gemeinsame Stamm der *V. omphalomesenterica* und *V. umbilicalis dextra* erstreckt sich demnach caudalwärts bis in die Nähe der dorsal vom Darm entwickelten Anastomose zwischen beiden *V. omphalomesentericae*. Später, wenn die Ventrikelschleife des Herzens von der rechten Seite der Lebergegend des Embryo, wo sie vorher lag, sich mehr ventral vor die Leber lagert, kommt es auch auf der linken Seite immer mehr zu einer Verwachsung der *Somatopleura* mit der *Splanchnopleura* caudalwärts von der Mündungsstelle der *V. umbilicalis sinistra* in den *Ductus Cuvieri*, und in Folge dessen legt sich die *V. umbilicalis sinistra* der erst wenige Leberschläuche darbietenden Leberanlage an. So lagert jetzt links an der Leberanlage die *V. umbilicalis sinistra*, rechts der gemeinsame Stamm der *V. omphalomesenterica* und *umbilicalis dextra* in diese Anlage eingesenkt, und von diesem Stamme aus haben sich bereits einige venöse Nebenbahnen zwischen die noch ziemlich spärlich vorhandenen Leberschläuche hinein entwickelt (vgl. Schema 14). In diesem Stadium ist aber auch bereits eine *V. cava inferior* gebildet. Als Vorbedingung für die Entwicklung dieses Gefäßes gilt auch bei der Natter die Entwicklung einer Gekrösplatte, welche die Leber mit der hinteren Bauchwand in Verbindung setzt, eine Gekrösplatte, welche sich hier ganz ähnlich entwickelt wie bei *Lacerta* und als Hohlvenengekröse wie dort bezeichnet werden kann. In ihrer Entwicklung zeigt jedoch die *Vena cava inferior* eine beträchtliche Verschiedenheit von der Entwicklung des gleichen Gefäßes bei *Lacerta*.

Bei *Tropidonotus* geht nämlich die *V. caudalis*, sobald eine solche als selbständiges Gefäß zu erkennen ist, nachdem sie sich geteilt hat, unmittelbar in die beiden hinteren Cardinalvenen über

und setzt sich nicht wie bei *Lacerta* in ein an der medialen Seite der Urniere verlaufendes Gefäß fort. Die *V. cava inferior* nun entwickelt sich als ein Ast des gemeinsamen Stammes von *V. umbilicalis* und *V. omphalomesenterica dextra*, dringt in das Hohlvenengekröse ein (vgl. Fig. 11), gelangt durch dasselbe an die hintere Bauchwand zwischen die beiden Urnieren und theilt sich hier caudalwärts von der Abgangsstelle der *A. omphalomesenterica* aus der Aorta in zwei Äste, die je einen rückläufigen Ast von dem vorderen Abschnitte einer jeden Urniere aufnehmen, um entlang dem medialen Rande jeder Urniere caudalwärts zu verlaufen. Es zeigt also *Tropidonotus* rücksichtlich der Bildung seiner hinteren Hohlvene mehr Übereinstimmung mit den beim Hühnchen gefundenen Verhältnissen, als mit denen, welche *Lacerta* darbietet.

Ein Entwicklungsstadium, in welchem die *V. cava inferior* bereits entwickelt war, beschreibt auch RATHKE sehr ausführlich (l. c. pag. 57—60). Dabei erwähnt er, ganz vorn an der äußeren Seite der Urniere eine sehr dünne, nur wenig lange Vene gefunden zu haben, die nahe dem unteren Rande der Urniere von hinten nach vorn verlief und ganz in das vordere Ende der *V. cardinalis* einmündete. Diese Vene konnte ich an meinen Schnittreihen durch *Tropidonotus*-Embryonen nicht auffinden und vermag daher über sie nichts Bestimmtes auszusagen. Die Verhältnisse der *V. cava inferior* werden vollkommen richtig geschildert, nur ist das Gefäß, in welches die Vene mündet, nicht die *V. umbilicalis dextra*, sondern der gemeinschaftliche Stamm von *V. umbilicalis* und *V. omphalomesenterica*. Richtig geschildert ist der Verlauf der *V. omphalomesenterica* am Darm vorbei zur Leber, vollkommen falsch dagegen die Angabe, dass dieses Gefäß in den linken Ductus Cuvieri münden solle. Was über die Mündung der Umbilicalvenen gesagt wird, ist nur mit Rücksicht auf die linke richtig, rücksichtlich der rechten dagegen falsch. Eine bemerkenswerthe Angabe macht RATHKE auch an dieser Stelle über Leibeswandzweige der Umbilicalvenen, die ich hier wörtlich wiedergeben will: »An eine jede Umbilicalvene schloss sich am Nabel ein langer Ast an, der in derselben Seitenhälfte von hinten herkam, wo er nahe dem Ende der Rumpfhöhle seinen Ursprung hatte.« »Die Äste der beiden Seitenhälften lagen mäßig weit aus einander und jeder sendete nach außen und oben eine Menge von etwas divergirenden Zweigen aus, die in der Vereinigungshaut ihren Verlauf machten, auf ihrem Wege sich in mehrere kleine Zweige zertheilten und durch sehr zarte Anastomosen zum Theil netzartig

unter einander verbunden waren. Die meisten Zweige reichten bis an den oberen Rand der Vereinigungshaut, also bis beinahe zur Wirbelsäule hin, wo sie vermuthlich mit sehr zarten Zweigen der Aorta zusammenhängen. Etliche wenige ähnliche Zweige fand ich bei einigen Embryonen auch an den Stämmen der Nabelvene. Diese Gefäße konnte ich, obwohl ich sie streckenweise sah, an meinen Schnittserien nicht genauer verfolgen, doch zweifle ich nach der Beschreibung RATHKE's nicht an ihrem Vorkommen, um so mehr, als sie ja am lebenden Thiere verhältnismäßig leicht zu sehen sein dürften. Offenbar entsprechen diese Zweige den Venen bei *Lacerta*, welche die Cardinalvenen mit den Umbilicalvenen in Verbindung setzen und subperitoneal an der vorderen Bauchwand bis zum Nabel verlaufen.

Verfolgen wir nun die weiteren Veränderungen, welche sich an den Umbilicalvenen und den *V. omphalomesentericae* unter dem Einflusse der sich immer mächtiger entwickelnden Leber vollziehen, so sehen wir, dass zunächst mit dem zahlreicher Werden der Leberschläuche das Gefäßnetz zwischen diesen immer reicher und ausgebreiteter wird. Zugleich umwachsen die Leberschläuche sowohl den gemeinsamen Stamm der *V. umbilicalis* und *omphalomesenterica dextra*, als auch den centralen Abschnitt der *V. umbilicalis sinistra*, und dieses Gefäß geht nun zahlreiche Verbindungen mit dem Lebergefäßnetz ein (Schema 15), ein Vorgang, der übrigens in seinen Einzelheiten recht schwierig zu verfolgen ist. Auch die immer mächtiger werdende *V. cava inferior* wird von Leberschläuchen umwachsen, ja es hat den Anschein, als würde das Längenwachsthum der Leber entlang der *V. cava inferior* erfolgen, doch ist dies nur scheinbar der Fall, da beide Gebilde in gleichem Maße an Länge zunehmen. Durch die Verbindung der *V. umbilicalis sinistra* mit dem Netze der Lebervenen sind für den Abfluss des Blutes aus diesem Gefäße neue Bahnen eröffnet, welche in den gemeinschaftlichen Stamm von *V. omphalomesenterica* und *umbilicalis dextra* führen, und von diesen Bahnen entwickelt sich eine im Kopfe der Leber, welche schließlich fast alles Blut der *V. umbilicalis sinistra* führt (vgl. Schema 16), während das centrale Endstück dieser Vene, welches, wie erwähnt, ursprünglich in den linken Ductus Cuvieri mündet, allmählich enger wird und schließlich gänzlich schwindet. Die *V. umbilicalis dextra* behält dagegen ihr ursprüngliches Mündungsverhältnis bei und zeigt in dem geschilderten Stadium etwa dasselbe Kaliber wie die linke, während sie früher bedeutend stärker war. Der gemeinsame Stamm dieses

Gefäßes und der *V. omphalomesenterica* imponirt nun aber, da die hintere Hohlvene immer mächtiger wird, als direkte Fortsetzung dieses Gefäßes, und dieser Eindruck wird noch dadurch verstärkt, dass der Stamm der *V. omphalomesenterica* innerhalb der Leber immer schwächer wird, da er immer mehr in Zweige zerfällt, die netzartig die Leber durchziehen und ihr Blut in die *V. cava inferior* und deren centrale Fortsetzung ergießen (vgl. Schema 16). Doch lässt sich noch einige Zeit hindurch der ursprüngliche Stamm der *V. omphalomesenterica* innerhalb der Leber erkennen.

So kann man nun sagen, dass beide *V. umbilicales* in die *V. cava inferior* münden, die linke, indem sie die Lebersubstanz am Kopfende des Organs von links nach rechts hin durchsetzt, während die rechte, da die *V. cava inferior* an der Oberfläche der Leber an deren rechter Seite sich befindet, direkt in dieses Gefäß eindringen kann, ohne die Lebersubstanz zu passiren. Es zeigt sich nun aber bereits eine Kaliberdifferenz zwischen den beiden Umbilicalvenen. Die linke Vene nämlich wird bedeutend stärker als die rechte. Diese Kaliberdifferenz beruht auf einer Erweiterung der linken *V. umbilicalis* auf Kosten der rechten, die dadurch möglich ist, dass beide Umbilicalvenen, wie RARKE angiebt, am Leibesnabel mit einander in Verbindung getreten sind. Es scheinen nun die Abflussbedingungen für das Blut aus der linken Umbilicalvene günstigere zu sein als die für das aus der rechten, und die Folge davon ist, dass das Blut, welches von der Allantois herkommt, nun hauptsächlich in die linke Umbilicalvene abströmt. Schließlich kommt es zu einem völligen Zugrundegehen der rechten Umbilicalvene, so weit sie in der Bauchwand verläuft. Somit entwickelt sich auch bei der Natter wie bei allen anderen bis jetzt darauf hin untersuchten Amnioten von den beiden vorhandenen Umbilicalvenen, während die rechte zu Grunde geht, nur die linke weiter.

Die Leber wächst nun immer mehr in die Länge aus, und zu gleicher Zeit erfolgt die Unterbrechung in der Strombahn der *V. omphalomesenterica* innerhalb der Leber. Es kommt also zu keiner Verbindung dieses Gefäßes mit dem Leberabschnitt der *V. umbilicalis* und es muss daher alles Blut, welches vom Dottersack durch die *V. omphalomesenterica* und durch die *V. mesenterica*, die als Zweig der ersteren bereits entwickelt ist, vom Darne herkommt, das Gefäßnetz der Leber passiren. Es fungirt von nun an die *V. omphalomesenterica* als *V. hepatica advehens*. Damit ist der Zustand des Lebervenensystems hergestellt, der sich, abgesehen von unbedeutenden Veränderungen,

die durch den Anschluss von Körpervenen an das Pfortadernetz der Leber bedingt sind, auf welche später noch zurückgekommen werden soll, und abgesehen von den durch das Wachsthum der Leber bedingten Änderungen, unverändert bis zum Ende des Eilebens des Embryo erhält (Schema 17). RATKE, welchem die Existenz zweier Umbilicalvenen bei den Embryonen der Natter wohlbekannt war, lässt nicht die rechte, sondern die linke zu Grunde gehen, so dass die rechte bis zum Ende des Fruchtlebens persistiren würde. Nach RATKE'S Beschreibung würde sich daher die Natter durch dreierlei Eigentümlichkeiten in der Entwicklung ihres Venensystems von allen übrigen Amnioten unterscheiden. Erstens durch das Verhalten der V. omphalomesentericae in frühen Entwicklungsstadien und die Einmündung des gemeinschaftlichen Stammes dieser Gefäße in den linken Ductus Cuvieri. Zweitens dadurch, dass die V. cava inferior ihren Ursprung aus der V. umbilicalis dextra nehmen würde und drittens, dass die rechte V. umbilicalis an Stelle der linken erhalten bliebe. Die Unrichtigkeit des ersten und dritten Punktes geht aus den früher von mir gemachten Angaben ohne Weiteres hervor und besteht diesbezüglich, wie ich gezeigt habe, in principieller Unterschied zwischen *Lacerta* und *Tropidonotus* nicht. Was den zweiten Punkt anbelangt, so habe ich gezeigt, dass die V. omphalomesenterica dextra, die nach dem Zugrundegehen der Sinistra im Bereiche der Leber allein übrig bleibt, mit der V. umbilicalis dextra verschmolzen ist und dass aus dem so gebildeten gemeinschaftlichen Stamme die V. cava hervorwächst, nicht also aus der V. umbilicalis, sondern vielmehr aus der Hälfte des gemeinschaftlichen Stammes, den man sich aus der V. omphalomesenterica hervorgegangen denken kann. Es besteht also auch hier rücksichtlich der Entstehung der V. cava inferior kein wesentlicher Unterschied, und nur die Verschmelzung der V. umbilicalis mit der V. omphalomesenterica dextra in dem Abschnitte, aus welchem die V. cava inferior hervorgeht, erscheint als eine Besonderheit. Man kann also gewiss behaupten, dass der centrale Abschnitt der V. cava inferior auch bei *Tropidonotus* wie bei *Lacerta* aus dem centralen Abschnitte der V. omphalomesenterica dextra hervorgehe, dem sich hier freilich auch noch der centrale Abschnitt der V. umbilicalis dextra angeschlossen hat.

Es ist nun noch über das definitive Schicksal der V. umbilicalis zu berichten, das heißt nachzuweisen, was aus dem Gefäße nach der Geburt wird. RATKE giebt diesbezüglich an, dass von der Nabelvene jener Antheil, welcher in der Leibeshöhle eingeschlossen

liege, durchs ganze Leben zurückbleibe und nach der Enthüllung der Frucht dazu diene, theils aus den beiden Fettmassen, die sich auf der Bauchwand gebildet haben, theils aus der Bauchwand selbst Blut fortzuführen. So weit übrigens die beiden Fettstreifen an dem Stamme der Nabelvene verlaufen, soll sich dieser Stamm von der Bauchwand entfernen, der er früher allenthalben dicht anlag, und soll dann zwischen jenen Fettmassen eingeschlossen werden. Vor den beiden Fettstreifen aber, also unterhalb der Leber, soll er für immer ziemlich dicht an der vorderen Bauchwand verbleiben, indem er durch Zellgewebe ziemlich knapp daran befestigt bleibt. Diese Vene, welche nach RATHKE aus dem Bauchabschnitte der Umbilicalvene hervorgehen soll, ist bis jetzt bei allen darauf hin untersuchten Schlangen beobachtet worden und entspricht wohl ohne Zweifel der V. abdominalis der Saurier. Zwar hängt die Vene bei *Tropidonotus natrix* und *Coluber Aesculapii* nicht direkt mit den Derivaten der hinteren Cardinalvenen, den V. renales advehentes, zusammen, doch soll dies bei *Pelophilus madagascariensis* (GADOW 17) vorkommen. Auch stimmt die Einmündung dieser Vene in die Pfortader unmittelbar caudalwärts von der Leber mit der Mündung der V. abdominalis von *Lacerta* und besonders von *Anguis* und *Pseudopus* recht gut überein. Wollte man daher annehmen, dass von der Umbilicalvene bei *Tropidonotus* nach der Geburt etwas erhalten bleibt, so könnte sich dies nur auf den caudalwärts von der Leber zwischen diesem Organ und dem Nabel befindlichen Gefäßabschnitt beziehen, wobei zugleich angenommen werden müsste, dass sich die Umbilicalvene in diesem Theile ihrer Verlaufsstrecke sekundär mit dem Pfortaderstamme in Verbindung gesetzt hätte, wofür keine Belege vorliegen. Wie ich vermuthe, dürften sich auch bei *Tropidonotus* und den übrigen Schlangen die Dinge ähnlich verhalten wie bei *Lacerta* und *Anguis*, das heißt der innerhalb der Leibeshöhle befindliche Abschnitt der Umbilicalvene dürfte zu Grunde gehen und sich die Abdominalvene aus den früher erwähnten beiden Leibeswandvenen, die ursprünglich in die Umbilicalvene münden, entwickeln. Dass eine oder die andere der aus der Mitte der Bauchwand zur Leber ziehenden und sich mit dem Pfortadernetz verbindenden Venen einen Rest der Umbilicalvene darstelle, scheint mir wenig wahrscheinlich. Jedenfalls müssen diese Fragen durch eine genaue und sorgfältige Untersuchung noch einer bestimmten Beantwortung zugeführt werden.

Bezüglich der weiteren Entwicklung des Venensystems der Urniere und des Rumpfes bestehen die Angaben RATHKE's und verweise ich

bezüglich der Einzelheiten auf seine Beschreibung (pag. 106—108 l. c.). Die Abschnürung der Urniere von der hinteren Bauchwand, welche von vorn nach rückwärts zu fortschreitet, vorn also bereits ziemlich weit fortgeschritten ist, während sie hinten erst Platz zu greifen beginnt, sowie die ebenfalls vorn beginnende Rückbildung dieses Organs, führt, wie bei *Lacerta*, zur Bildung der sogenannten hinteren Vertebralvenen, welche als Anastomosenketten zwischen den segmentalen Rumpfvnen zu beiden Seiten der Wirbelsäule auftreten. Zuerst auf beiden Seiten symmetrisch entwickelt, münden diese Venen in ein ähnliches Venenpaar, welches dem kopfwärts vom Herzen gelegenen Rumpfabscnitte angehört und welches von RATHKE als vordere Vertebralvenen bezeichnet wurde. Bald bildet sich jedoch, wie RATHKE ebenfalls beschreibt, ein asymmetrisches Verhalten in der Weise heraus, dass sich eine der hintersten vor den zwischen beiden vorderen Vertebralvenen bestehenden Anastomosen ausweitet und das Blut der linken Gefäße in die Vertebralvene der rechten Seite überleitet, während die Verbindung der linken V. vertebralis mit der V. jugularis zu Grunde geht. Die beiden hinteren Vertebralvenen reichen zur Zeit ihrer höchsten Entwicklung bis in die Nähe des caudalen Abschnittes der Rumpfhöhle. Das System der Vertebralvenen bildet jedoch bei den Schlangen nur eine vorübergehende Erscheinung und besteht in voller Entwicklung nur kurze Zeit während des Fruchtlebens. Es entwickeln sich nämlich bald Anastomosen zwischen den Vertebralvenen und den Venen verschiedener Eingeweide, den Venae oesophageae, gastricae und der V. portae. Die Ausbildung dieser Anastomosen führt aber dann wieder zu einer Rückbildung der Vertebralvenen in ihrem hinteren Abschnitte, so dass sie schließlich nur mehr als feine zwischen den Intereostalvenen bestehende Anastomosen zu erkennen sind. Gegen das Ende des Fruchtlebens bilden sich die hinteren Vertebralvenen immer weiter zurück, so dass sie nur mehr bis in den Anfang der Lebergegend nach rückwärts reichen. Ja auch viele der zwischen den Intereostalvenen noch zurückbleibenden Anastomosen sind nach RATHKE am Ende des Fruchtlebens nicht mehr zu erkennen.

Während für das Auftreten der hinteren Vertebralvenen die Abschnürung der Urnieren von der Rumpfwand als veranlassende Ursache anzusehen war, ist für die Rückbildung dieser Gefäße und für die Ausbildung neuer Verbindungen zwischen Rumpfwand und Eingeweidevenen vielleicht der Bau des Rumpfes der Schlangen und die Art ihrer Fortbewegung verantwortlich zu machen. Denn

zweifelsohne würde die Fortbewegung des Blutstromes in einem zu beiden Seiten der Wirbelsäule gelegenen Venenpaar, wie es die Vertebralvenen zur Zeit ihrer höchsten Entwicklung sind, bei der den Schlangen eigenen Fortbewegung vielfachen Störungen unterworfen sein, während die Abflussbedingungen für das in der Pfortader und der hinteren Hohlvene cirkulirende Blut bedeutend günstigere zu sein scheinen. Warum aber die Venen der Rumpfwand ihr Blut gerade ausschließlich der Leberpfortader und ihren Zweigen mittheilen, warum gerade zwischen diesem System einer- und den Vertebralvenen andererseits sich Anastomosen entwickeln, vermag ich nicht anzugeben. Nur darauf möchte ich nochmals hinweisen, dass die Verhältnisse, wie wir sie in dieser Richtung bei *Anguis* und *Pseudopus* fanden, gewissermaßen von den Verhältnissen der *Lacerta* zu denen der Schlangen hinüberleiten.

Auch über die Schicksale der hinteren Cardinalvenen und der hinteren Hohlvene vermag ich nur die Angaben RATHKE's zu bestätigen. Haben in Folge der Abschnürung und der Rückbildung des Kopfendes der Urnieren die hinteren Cardinalvenen ihre Verbindung mit den Jugularvenen aufgegeben, so besteht ein Pfortadersystem der Urniere. Als zuführende Gefäße fungiren vor Allem die *V. caudalis* mit ihren beiden Ästen, den hinteren Cardinalvenen, die, wenn die Urnieren in ihrem hinteren Abschnitte sich mächtiger entfalten, mehr an die laterale Seite dieser Organe zu liegen kommen. Als Verstärkungen der *V. advehentes* fungiren dann auch noch eine Reihe von segmentalen Venen, welche weiter caudalwärts ihren Zusammenhang mit den *V. cardinales* erhalten haben. Als rückführende Vene fungirt die *V. cava inferior* mit ihren beiden Wurzelästen. Diese beiden verlängern sich, sobald es zur Bildung der bleibenden Nieren kommt, nach rückwärts bis auf diese Organe und lagern sich deren medialen Rändern an, um das Blut aus ihnen aufzunehmen, während die caudalwärts von der Urniere befindlichen Abschnitte der Cardinalvenen an dem lateralen Rand jeder Niere an die Außenseite des Ureters zu liegen kommen und Zweige an die Nieren abgeben. Fällt endlich die Urniere dem Schwund anheim, so erhält sich von den Cardinalvenen der den Nieren anlagernde Abschnitt, als *V. renales advehentes*. Wie sich die Verbindung dieser Vene mit der *V. mesenterica* herstellt, giebt weder RATHKE an, noch habe auch ich dies feststellen können.

Das Venensystem der ausgebildeten Natter bietet, wie dies aus der Beschreibung von SCHLEMM (43) und JOURDAIN (25) hervorgeht, und wie ich dies ebenfalls konstatiren konnte, mannigfache zum Theil sehr bedeutende Verschiedenheiten von dem der Saurier dar, Verschiedenheiten, die wohl vor Allem auf den eigenthümlichen Körperbau der Schlangen zurückgeführt werden müssen. Vor Allem ist die Verbindung der V. mesenterica an ihrer Wurzel mit den beiden V. renales advehentes zu erwähnen. Die V. mesenterica spaltet sich nämlich an ihrem Hinterende in zwei Äste (Wurzeln) (Fig. 19), von denen jeder an der medialen Seite des Ureters (U) vorbei mit den V. advehens renalis (V.r.a.) seiner Seite zusammenhängt, ein Verhältnis, welches ich in gleicher Weise ausgebildet bei Coluber Aesculapii vorfand. (JOURDAIN beschreibt dieses Verhalten folgendermaßen: »Les veines de JACOBSON ne tardent pas ensuite à donner naissance chacune à une ou deux branches qui se soudent souvent en un tronc unique, lequel va s'accoler au tube intestinal, et constitue l'origine de la veine mésentérique postérieure«.) Nach SCHLEMM (43) soll die V. portae nur in der rechten V. renalis advehens wurzeln. JACQUART (22) beschreibt bei Python eine größere Zahl von Anastomosen zwischen V. renalis advehens und der V. mesenterica (die aus der rechten V. renalis advehens entspringt). Bei Pelophilus madagascariensis soll nach GADOW (17 pag. 1577) eine direkte Verbindung der V. mesenterica mit dem Nierenvenensystem nicht vorkommen.

Eine Vene, welche der V. abdominalis der Saurier entspricht, kommt zwar vor, doch ist sie relativ schwach und wurzelt nicht in den V. renales advehentes, sondern ausschließlich in der vorderen Bauchwand und deren Fettkörper und hängt nur durch ganz feine Zweigchen, wie JOURDAIN angiebt, mit den V. renales advehentes zusammen. Das Gleiche gilt auch für Coluber Aesculapii. Die V. abdominalis des Python ist nach JACQUART (22) hinten doppelt, die rechte steht in weiter Verbindung mit der rechten V. renalis advehens, die linke dagegen steht wieder mit anderen Venen in Verbindung, die sich in die V. renalis advehens dextra ergießen. Über die Verhältnisse der Abdominalvenen zu den V. renales advehentes bei Pelophilus bin ich aus der Beschreibung GADOW's (17) nicht ins Klare gekommen und seine schematische Zeichnung des Venensystems dieses Thieres vermag mir diese Unklarheit auch nicht zu beseitigen. Jedenfalls scheinen zwei V. abdominales, eine rechte und eine linke, vorhanden zu sein, die aus den beiden Ästen der V. caudalis hervorgehen und sich weiter kopfwärts zur V. abdominalis impar, die mit

der *V. mesenterica* zusammenmündet, vereinigen. Aus der *V. abdominalis sinistra* soll die *V. renalis advehens sinistra* hervorgehen, von einer *V. renalis advehens dextra* wird überhaupt nicht gesprochen. (Es heißt pag. 1577 über die *V. renalis advehens* wörtlich: »Das zuführende Nierenvenensystem besteht aus einem Zweig von der *V. abdominalis sinistra*, Gefäßen vom Rectum, ein langes Sammelgefäß, welches links dicht an der Wirbelsäule liegt.« Offenbar liegt hier ein verstümmelter Satz vor.) Wäre nur eine *V. renalis advehens* vorhanden, so würde sich Pelophilus dadurch von sämtlichen übrigen Reptilien, die auf ihr Venensystem bis jetzt untersucht sind, unterscheiden. Mit der Beschreibung korrespondirt allerdings die schematische Zeichnung [Taf. CXXXV Fig. 2]).

Über die *V. renalis advehens* sagt Jourdain, dessen Angaben ich in allen Punkten bestätigen kann: nachdem sie den wichtigen Zweig zur *V. mesenterica* abgegeben und Venen von der Kloake, sowie eine seitliche Vene des Schwanzes aufgenommen hat, tritt sie, innen begleitet vom Ureter, außen vom *Vas deferens* oder dem Oviduct, in gekrümmtem Verlauf an die Niere heran. In dieser Verlaufsstrecke nimmt sie kleine Venen vom Ureter und dem *Vas deferens* (oder Oviduct), eine *V. parietalis anterior* und eine verschiedene Zahl von *V. intercosto spinales* auf. An der Niere angelangt verläuft jede dieser Venen entlang dem Rande des Organs, begleitet vom Ureter, an dessen Außenseite sie gelegen ist. Ihre Zweige sind zahlreich, sie verschwinden zum größten Theile in den Einschnitten zwischen den Nierenläppchen und verzweigen sich dendritisch zwischen den Nierenkanälen. Die zuführende Nierenvene wird durch die Abgabe von Zweigen immer kleiner und kleiner und ihre letzten Äste verlieren sich im vordersten Theile der Niere. Während ihres Verlaufes an der Niere fährt die Vene fort Zweige vom Ureter und *Vas deferens* (oder Oviduct) aufzunehmen.

Aus dem Zusammenflusse der *V. renales efferentes* entsteht am medialen Rande jeder Niere ein Gefäß, die *V. renalis revehens*, welches sich kopfwärts von den Nieren mit dem der Gegenseite zur *V. cava posterior* vereinigt. Diese nimmt zuerst die *V. spermaticae* der linken und hierauf die der rechten Seite auf, um schließlich die für sie bestimmte Furche der Leber zu erreichen. Hier möchte ich einfügen, dass bei zwei weiblichen Exemplaren von *Tropidonotus*, welche ich untersucht habe, sich jederseits eine Vene aus dem vordersten Abschnitte des Oviducts an die vordersten *V. spermaticae* anschloss und nach Aufnahme dieser in die *V. cava posterior* mündete, während die

übrigen Oviductvenen wie gewöhnlich ihr Blut in die V. renalis advehens ergossen.

Die Nebennieren, sagt JOURDAIN weiter, besitzen ein kleines Pfortadersystem, welches ECKER (11) zuerst entdeckt und genau beschrieben und abgebildet hat. Diese Gebilde sind sehr lang und liegen an derselben Stelle wie bei den Eidechsen. Ihre zuführenden Venen sind durch zwei oder drei Intercostospinalvenen gebildet, welche ihren Außenrand erreichen und hier arcadenförmige Anastomosen bilden. Von diesen Arcaden gehen die Zweigchen ab, welche sich in das Capillarsystem der Nebennieren auflösen. Aus dem Capillarnetz gehen dann die V. efferentes hervor, welche in die V. cava posterior münden. Ganz ähnliche Verhältnisse fand ich bei einem männlichen Exemplar von *Coluber Aesculapii*, nur in einem Punkte war eine interessante Abweichung festzustellen. Bei dem Thiere ist die Distanz zwischen Hoden und Kopfende der Niere etwas größer als bei *Tropidonotus* und das Vas deferens in Folge dessen länger als dort. Nun treten hier neben der Wirbelsäule intercostospinal Venen hervor, welche an das Vas deferens herantreten und an dieses Zweige abgeben, die aber ihrerseits wieder durch Zweigchen direkt mit den Venenzweigen des Vas deferens, welche in die V. renales revehentes münden, zusammenhängen, so dass bei der Injektion die Injektionsmasse leicht aus den Intercostospinalvenen dieser Gegend in die V. renales revehentes übergeht. Und zwar fand ich rechterseits eine, linkerseits zwei derartige Intercostospinalvenen vor, und die hintere von den beiden links vorfindlichen gab einen rückläufigen Ast ab, welcher mit dem Kopfende der V. renalis advehens in Verbindung trat.

Kopfwärts von den Geschlechtsdrüsen treten sowohl bei *Tropidonotus* als auch bei *Coluber Aesculapii* in unregelmäßigen Intervallen intercostospinal Venen hervor, welche sich caudalwärts von der Leber in die Pfortader ergießen. Die hinterste von diesen Venen mündet bei *Coluber Aesculapii*, indem sie an der rechten Seite der Aorta vorbeizieht, an der Stelle in die Pfortader ein, wo sich in diese die V. abdominalis ergießt. Nach ECKER (11) sollen die kopfwärts von den als V. suprarenales fungirenden Intercostospinalvenen vorfindlichen derartigen Venen in die hintere Hohlvene münden und noch weiter kopfwärts erst Intercostospinalvenen mit der Mündung in die Pfortader sich befinden. Ich habe nie kopfwärts von den Nebennieren Intercostospinalvenen gefunden, welche in die hintere Hohlvene mündeten.

In der Lebergegend gehören die Intercostospinalvenen der linken Seite an, ziehen also an der linken Seite der Aorta vorbei und münden, indem sie meist je eine Ösophagus- oder Magenvene aufnehmen, in die an der Dorsalseite der Leber in eine Rinne dieses Organs eingebettete *V. portae*. Eine oder mehrere *V. hepaticae advehentes*, die den *V. hepaticae advehentes vertebrales*, wie sie bei *Lacerta* und *Anguis* gefunden wurden, zu vergleichen wären, kommen weder bei *Tropidonotus* noch bei *Coluber Aesculapii* vor. Dagegen treten so wie bei *Lacerta* und *Anguis* eine Reihe von kleinen Zweigen der vorderen Bauchwand, die an dieser genau in der Mittellinie eine Längsanastomosenkette bilden, als *V. hepaticae advehentes* an die Leber heran und verbinden sich mit ihrem Pfortadernetz. Die Längsanastomosenkette der Venen der vorderen Bauchwand erstreckt sich jedoch aus der Leberregion noch weiter nach rückwärts und hängt hier durch eine Reihe von Venenzweigen mit der im Fettkörper eingelagerten *V. abdominalis* sowie in dem Zwischenraum zwischen caudalem Ende der Leber und Mündung der Abdominalvene in die Pfortader mit dieser zusammen, in welche sie das Blut der hinteren Abschnitte der vorderen Bauchwand ergießen. Die Pfortader zeigt ein ungemein einfaches Verhalten. Dort wo ihre beiden Wurzeln aus der *V. renalis advehens* zusammentreten, münden von rückwärts her zwei kurze, durch Anastomosen mit einander verbundene *V. haemorrhoidales* (Fig. 10). Nun verläuft der Stamm der Gekrösvene von hier aus den Darm entlang, sich durch Aufnahme zahlreicher Zweige aus diesem verstärkend. Vom Pankreas an verläuft die Pfortader bei *Coluber Aesculapii* begleitet vom Ductus choledochus und in unmittelbarem Anschluss an die rechts von ihr verlaufende *V. cava inferior* zum Hinterende der Leber und zeigt in dieser Verlaufsstrecke eine deutliche spirale Drehung, die der Ausdruck einer gegen das Lumen des Gefäßes vorspringenden Spiralfalte der Spiralklappe BRÜCKE's (2) ist. Auch im Bereiche des Magens kommt es nicht zur Entwicklung größerer Venenzweige, da die unmittelbare Nachbarschaft des Pfortaderstammes den sofortigen Übergang zahlreicher Magenvenen in dieses Gefäß gestattet. Außer den Magen- und Ösophagusvenen münden aber in den in eine Furche der Leber eingebetteten Pfortaderstamm eine große Zahl von kleinen aus dem caudalen Abschnitt der Lunge, welche hier der Leber und dem Pfortaderstamm anliegt, herstammende Venen, die von HYRTL (14) und CALORI (4, 5) genauer beschrieben wurden, wesshalb ich bezüglich dieser Gefäße auf die Arbeiten der genannten Autoren verweise.

Bei *Pelophilus madagascariensis* sollen sich nach GADOW (17) die Venen des Rumpfabchnittes (Intercostospinalvenen) zwischen Magen und Nieren an die Ovarialvenen anschließen (vgl. l. c. Fig. 1 Taf. CXXXVI) und auf diese Weise das Blut dieses Rumpfabchnittes der V. cava posterior direkt zugeführt werden. Außerdem wird auch das Vorkommen eines Nebennierenpfortadersystems betont, aber nicht angegeben, welche Venen als zuführende, welche als abführende fungiren. Wenn die Nebennieren bei *Pelophilus* so liegen wie bei *Tropidonotus* oder *Coluber Aesculapii*, dann kann ich mich dem Eindrücke nicht verschließen, dass die in Fig. 1 als in die Ovarialvenen mündende Venen dargestellten, thatsächlich V. suprarenales advehentes sind. Als höchst auffallender Befund bei dieser Form wäre dann auch noch der Zusammenhang der linken Ovarialvene mit der rechten, durch sechs (vgl. Fig. 1 l. c.) dorsal von der V. cava posterior verlaufende Anastomosen zu erwähnen, ein Befund, der bei keiner anderen bis nun untersuchten Reptilienform seines Gleichen hätte.

Vergleicht man nicht nur das Venensystem der ausgebildeten Natter mit dem der ausgebildeten *Lacerta*, sondern berücksichtigt man auch die Entwicklungsgeschichte dieses Systems bei beiden Formen, so wird man unbedingt zu dem Schlusse kommen, dass das Venensystem der *Lacerta* auf einer etwas niedrigeren Entwicklungsstufe stehen geblieben ist als das von *Tropidonotus*. Bei *Lacerta* ist das System der Vertebralvenen noch erhalten, während es bei *Tropidonotus* nahezu völlig geschwunden ist. Aber auch rück-sichtlich der Entwicklung manifestirt sich das Venensystem der *Lacerta* als bedeutend primitiver, insbesondere wenn wir die Verhältnisse der Cardinalvenen und der Bildung der hinteren Hohlvene berücksichtigen. Wie schon erwähnt, bestehen bei *Lacerta* darin Anklänge an die Verhältnisse bei den Amphibien, dass die Cardinalvenen den vordersten Theil der Urniere, der wahrscheinlich als Vorniere aufzufassen ist, durchströmen. Aber auch das ursprüngliche Verhältnis der Caudalvene und ihrer beiden Äste und das der Cardinalvenen zur Urniere bietet Anklänge an die Verhältnisse bei Amphibien dar, besonders dann, wenn wir uns V. caudalis und ihre beiden Äste und V. cardinalis als zusammengehörig, also der V. cardinalis der Urodelen entsprechend denken, die nur durch die Entwicklung der Urniere aus einander gedrängt werden, durch das weitröhrige Venen-

netz dieses Organs aber noch zusammenhängen (vgl. Schema 8 u. 9). Die Verschmelzung der beiden Äste der V. caudalis, die Verbindung dieses so gebildeten gemeinschaftlichen Stammes mit dem selbständig entstehenden Abschnitt der hinteren Hohlvene und schließlich der Anschluss der Caudalvene mit ihren beiden Ästen an die Cardinalvene (spätere V. advehens der Urniere) werden, wenn wir die veränderten Verhältnisse der Urniere berücksichtigen, mit den Verhältnissen bei den Amphibien nicht so schwer in Einklang zu bringen sein. Bei *Tropidonotus* dagegen begegnen wir allen diesen Anklängen an primitivere Verhältnisse nicht mehr und gerade das Verhalten der hinteren Cardinalvenen und die Entwicklung der hinteren Hohlvene entsprechen mehr den beim Hühnchen gefundenen Verhältnissen.

Rücksichtlich der ersten Entwicklung der hinteren Hohlvene besteht zwischen dem Hühnchen und der *Lacerta*, noch viel mehr aber zwischen Hühnchen und der Natter eine große Übereinstimmung auch darin, dass bei der einen wie bei der anderen Form, nachdem die hintere Hohlvene zur Entwicklung gekommen ist, sich ein Pfortadersystem der Urniere entwickelt. Während dieses aber bei *Lacerta* und *Tropidonotus* bestehen bleibt so lange eben die Urniere besteht, hört es beim Hühnchen in dem Augenblick auf zu bestehen, in dem sich die V. cava inferior mit den Cardinalvenen, die wie bei den Reptilien als V. advehentes der Urnieren fungiren, in direkte Verbindung gesetzt hat. So wie bei *Lacerta* und *Tropidonotus* erhält sich auch beim Hühnchen der in der Niere gelegene Abschnitt der hinteren Cardinalvenen. Während aber bei allen bis jetzt darauf hin untersuchten Reptilien dieser Rest der hinteren Cardinalvenen, die V. renalis advehens stets ventral von der A. umbilicalis (resp. Ischiadica des erwachsenen Individuums) gefunden wird, verläuft der entsprechende Venenabschnitt bei Vögeln stets dorsal von der A. umbilicalis (resp. Ischiadica des erwachsenen Individuums). Bei Embryonen des Hühnchens jedoch bis etwa zur 106.—108. Stunde der Bebrütung zeigen die V. cardinales dasselbe Lagerungsverhältnis zur A. umbilicalis wie bei Reptilien. Daraus ergibt sich, dass die hinteren Cardinalvenen beim Hühnchen, dort wo sie die Umbilicalarterie kreuzen, eine Verlagerung erfahren müssen. Da ich auf das Lageverhältnis der A. umbilicalis zu den Cardinalvenen nicht geachtet habe, ist mir dieser Verlagerungsvorgang der V. cardinales gelegentlich meiner Arbeit über die Entwicklung des Venensystems des Hühnchens (20) verborgen geblieben. Wie gewöhnlich erfolgt auch hier die Verlagerung der Gefäßbahn dadurch, dass sich zunächst

eine kurze kollaterale Venenbahn entwickelt. Diese geht von der Einmündungsstelle der V. ischiadica in die V. cardinalis. dieselbe befindet sich unmittelbar caudalwärts von der Kreuzungsstelle der A. umbilicalis, aus, und vereinigt sich mit der Cardinalvene wieder unmittelbar kopfwärts von der Kreuzungsstelle der A. umbilicalis, nachdem sie dieses Gefäß an seiner Dorsalseite gekreuzt hat. Nun steckt das Anfangsstück der A. umbilicalis in einer Veneninsel der hinteren Cardinalvene drin. Da die Umbilicalarterie immer mächtiger wird, drückt sie hauptsächlich auf den ventralen Schenkel dieser Veneninsel und dieser wird in Folge dessen rasch schwächer und schwindet endlich vollständig, so dass um die 140. Stunde der Bebrütung nichts mehr von ihm wahrzunehmen ist. Das veranlassende Moment dieser Verlagerung eines Theiles des Nierenabschnittes der hinteren Cardinalvenen beim Hühnchen ist demnach zweifelsohne in der mächtigen Entfaltung der A. umbilicalis zu suchen, die jedenfalls aber auch noch durch die räumlichen Verhältnisse in der Beckenregion des Embryo unterstützt wird.

Was die Vertebralvenen der Vögel anlangt, so sind dieselben gewiss als ähnliche Bildungen aufzufassen wie die Vertebralvenen der Lacerta und Tropidonotus, da ihre Lage jedoch eine andere ist wie bei diesen Formen, können sie doch nicht als gleiche Bildungen bezeichnet werden. Dagegen stimmen die Vertebralvenen der Vögel ihrer Lage nach mit den Vertebralvenen der Schildkröten überein. Auch kann man kaum behaupten, dass die Vertebralvenen der Vögel sich in Folge der Rückbildung der Urniere entwickeln, da sie erst zu einer Zeit, RATHKE (36 pag. 9) giebt an um die Mitte der Bebrütungszeit, wo in der Brustregion keine Spur der Urniere und der Cardinalvenen mehr zu sehen ist, auftreten. Ihr spätes Auftreten bei dem Hühnchen war auch der Grund, warum ich sie in meiner Arbeit (20) gar nicht erwähnte. Beim Hühnchen spielt eben die Anastomosenkette zwischen den Intercostalvenen nur eine recht untergeordnete Rolle und entspricht, wie ich nochmals hervorheben will, topographisch nicht der hinteren Vertebralvene der Lacerta und der Natter.

In hohem Grade verschieden ist die Entwicklung des venösen Kreislaufes der Leber bei Reptilien und Vögeln. Die Bildung eines Ductus venosus durch Vereinigung der centralen Enden der V. omphalomesentericae unterbleibt bei den Reptilien und es entwickelt sich nur der Leberabschnitt der rechten V. omphalomesenterica weiter. Während also bei den Vögeln das centrale Endstück der

V. cava inferior aus den verschmolzenen centralen Enden der beiden V. omphalomesentericae hervorgeht, ist es bei den Reptilien nur das centrale Ende der rechten Vene, welches das Endstück der V. cava inferior bildet. Worin die Ursache für diese Verschiedenheit zu suchen ist, vermag ich nicht mit Bestimmtheit anzugeben.

Dass sich die Entwicklung der unpaaren V. omphalomesenterica aus den paarigen Gefäßen, bei ihren übereinstimmenden topographischen Verhältnissen, bei Vögeln und Reptilien auch in ähnlicher Weise vollziehen müsse, war von vorn herein in hohem Grade wahrscheinlich und erwies sich denn die Vermuthung in dieser Richtung als vollkommen richtig.

Die Umbildungen im Systeme der Umbilicalvenen erfolgen bei *Lacerta* und principiell auch bei *Tropidonotus* in ähnlicher Weise wie beim Hühnchen. Während sich aber beim Hühnchen ein Rest der Umbilicalvene zeitlebens erhält, ist dies bei den Reptilien, wie es scheint, nicht der Fall. Die Abdominalvene ist jedenfalls nicht als ein Überbleibsel des Umbilicalvenenstammes aufzufassen, wenn sie auch zum Theil aus Ästen der Umbilicalvenen hervorgeht. Topographisch stimmt die Abdominalvene der Reptilien dort, wo sie einfach ist, vollkommen mit der der Amphibien überein, und es kann wohl kaum einem Zweifel unterliegen, dass wir es hier mit den gleichen Gefäßen zu thun haben. Jedenfalls wird die Genese der Abdominalvene bei Amphibien noch genauer zu verfolgen sein. Wenn die Anlage der Abdominalvene bei den Amphibien eine paarige ist, wie dies GOETTE für die Unke angegeben hat und wie ich dies auch für wahrscheinlich halte, und wenn diese paarig angelegte Vene jederseits ursprünglich in den Ductus Cuvieri mündet, wie dies GOETTE ebenfalls angiebt, dann wird wohl der innerhalb der Leibeshöhle befindliche Abschnitt der Umbilicalvenen bei den Amnioten vielleicht dem ventral von der Leber befindlichen Abschnitte der paarig angelegten V. abdominalis der Amphibien zu vergleichen sein, auch wird sich erst dann mit voller Sicherheit die so verlockende Hypothese aufstellen lassen, dass die Seitenvenen der Selachier Vorläufer der Umbilicalvenen höherer Typen seien. Wie dem aber auch sei, eines ist sicher, dass die Abdominalvene der Reptilien nicht, wie dies bis jetzt allgemein üblich war, als Rest der Umbilicalvene aufgefasst oder gar direkt als Umbilicalvene bezeichnet werden dürfe.

Litteraturverzeichnis.

- 1) BOJANUS, Anatomie testudinis europeae.
- 2) E. BRÜCKE, Beiträge zur vergl. Anatomie und Physiologie des Gefäßsystems der Amphibien. Denkschriften der k. Wiener Akademie der Wissensch. 1852. Bd. III.
- 3*) L. CALORI, Sullo Splanchnologia e sui vasis sanguiferi che le appartengono non che sul sistema linfatico dell' Uromastix spinipes (Merrem). Mem. della Academia delle Scienze di Bologna. Serie II. T. II. 1862.
- 4) — Mem. intorno ai vasi polmonali secondari degli Ofidi. Nuovi Ann. delle Sc. nat. di Bologna. Ann. 3. T. V. 1841.
- 5) — De vasis pulmonum Ophidiorum secundariis observationes novae. Nuovi Ann. etc. T. VI. 1841.
- 6*) M. DELLE CHIAJE, Dissertazioni sull' anatomia umana, comparata e patologica. T. I. Napoli.
- 7*) — Sunto delle monografia del sistema sanguigno degli Animali Rettili. Rendiconto Accad. Napoli. T. VI. 1847.
- 8*) — Monografia del sistema sanguigno degli Animali Rettili. Rendiconto Accad. Napoli. T. VII. 1848.
- 9) CORTI, De Systemate vasorum Psammosauri grisei. 1853.
- 10) G. CUVIER, Leçons d'Anatomie comparée. T. IV. 1835.
- 11) A. ECKER, Der feinere Bau der Nebennieren beim Menschen und den vier Wirbelthierklassen. Braunschweig 1842.
- 12*) J. GRATIOLET, Sur le système veineux des Reptiles. Soc. Philom. Extr. Procès verb. 1853. pag. 7. L. Institut. T. XXI. 1853. pag. 60.
- 13) R. HARLAN, Über das Cirkulationssystem in den Sauriern. FROBIEP's Notizen. Bd. XII. pag. 311. 1825. Isis 1834. pag. 495.
- 14) J. HYRTL, Strena anatomica de novis pulmonum vasis, in Ophidiis nuperrius observatis. Pragae 1837.
- 15) — Über die Injektionen der Wirbelthiernieren und deren Ergebnisse. Sitzungsberichte der k. Akademie der Wiss. Bd. XLVII. 1863.
- 16) J. P. HOPKINSON and J. PANCOAST, On the visceral Anatomy of the Python. Transact. Amer. Phil. Soc. N. S. Vol. V. 1837.
- 17) C. K. HOFFMANN, BRONN's Klassen und Ordnungen des Thierreichs. Bd. VI. III. Abth. Reptilien.
- 18) — Bijdrage tot de Kennis der ontwikkelings geschiedenis van het aderlijke bloedvatenstelsel bij de Reptilien. in: Verh. der Koninkl. Akad. van Wetenschappen. T. XXIX. Amsterdam 1890.
- 19) F. HOCHSTETTER, Beiträge zur vergleichenden Anatomie und Entwicklungsgeschichte des Venensystems der Amphibien und Fische. Morphol. Jahrbuch. Bd. XIII. pag. 119.
- 20) — Beiträge zur Entwicklungsgeschichte des Venensystems der Amnioten. 1. Hühnchen. Morphol. Jahrbuch. Bd. XIII. pag. 575.

* Die mit Sternchen bezeichneten Arbeiten waren mir nicht zugänglich.

- 21) H. JACQUART, Sur plusieurs points du système veineux abdominal du Caiman a museau de brochet. Ann. des sc. nat. 4. Ser. T. IX. 1858. pag. 129.
- 22) — Mémoire sur les Organes de la Circulation chez le serpent Python. Ann. des Sc. nat. 4. Serie. T. IV. 1855.
- 23) S. L. JAKOBSON, De systemate venoso in permultis animalibus observato. Hafniae 1821. Isis 1822. pag. 114.
- 24) — Recherches anatomiques et physiologiques sur un système veineux particulier aux Reptiles. Isis 1823. pag. 1410.
- 25) S. JOURDAIN, Sur le système V. porte renale. Ann. des sc. nat. Serie IV. T. 12. 1859.
- 26) FR. LEYDIG, Die in Deutschland lebenden Arten der Saurier. 1872.
- 27) A. DE MARTINO, Memoire sur la Direction dans la circulation dans le système renal de JACOBSON. Ann. des sc. nat. Serie II. T. XVI. pag. 305. (Deutsch) FRORIEP's Notizen. Bd. XIX. 1841.
- 28) J. F. MECKEL, System der vergleichenden Anatomie. Bd. V. 1831.
- 29) H. MILNE EDWARDS, Leçons sur la physiologie et l'anatomie comparée. T. III. 1858.
- 30) NICOLAI, Untersuchungen über den Verlauf und die Vertheilung der Venen bei einigen Vögeln, Amphibien und Fischen, besonders die Venen der Nieren betreffend. Isis 1826. pag. 404.
- 31) OWEN, On the anatomy of vertebrates. Vol. I. 1866.
- 32) PANIZZA, Sopra il sistema linfatico dei rettili ricerche zootomiche. Pavia 1833 (enthält unter Anderem eine gute Beschreibung der Venen von Boa amethystina).
- 33*) C. POELMANN, Note sur le système circulatoire des Crocodiliens. Bull. de l'Acad. Belgique. T. XXI. 1854. pag. 67. L'Institut. T. XXIII. 1854.
- 34) RETZIUS, Anatomisk undersökning öfver några delar af Python bivittatus. Kon. Vet. Akad. Handlg. Stockholm 1830. Isis 1832.
- 35) H. RATHKE, Abhandlungen zur Bildungs- und Entwicklungsgeschichte. Zweite Abhandlung: Untersuchungen über die Geschlechtswerkzeuge der Schlangen, Eidechsen und Schildkröten. Leipzig 1832.
- 36) — Dritter Bericht über das naturwiss. Seminar bei der Universität zu Königsberg, nebst einer Abhandlung über den Bau und die Entwicklung des Venensystems der Wirbelthiere. Königsberg 1838.
- 37) — Entwicklungsgeschichte der Natter. Königsberg 1839.
- 38) — Über die Entwicklung der Schildkröten. Braunschweig 1848.
- 39) — Untersuchungen über die Entwicklung und den Körperbau der Krokodile. 1866.
- 40) E. RAVN, Studien über die Entwicklung des Zwerchfelles und der benachbarten Organe bei den Wirbelthieren. II. Die ersten Stadien der Entwicklung bei den Eidechsen. Archiv für Anatomie und Physiologie. Anat. Abth. 1889. Supplementband 1889. pag. 270.
- 41) SABATIER, Études sur le coeur et la circulation centrale dans la Serie des Vertébrés. Ann. des Sc. nat. Serie V. T. XVIII. 1837.
- 42) SAINT ANGE MARTIN, Circulation du sang considérée chez le foetus de l'homme et comparativement dans les quatre classes de Vertébrés. Paris 1832.

- 43) F. SCHLEMM, Anatom. Beschreibung des Blutgefäßsystems der Schlangen. TREVIRANUS' Zeitschrift für Physiologie. Bd. II. 1827.
- 44) STANNIUS, Handbuch der Anatomie der Wirbelthiere. 2. Aufl. 1851. Bd. II. Amphibien.
- 45) ALLEN THOMSON, Circulation of Reptiles. TODD's Cyclopaedie of Anatomy and Physiology. T. I.
- 46) A. G. VOLKMANN, De colubris natrieis generatione. Leipzig.
- 47) RUDOLF WAGNER, Lehrbuch der Zootomie. Icones Zootomicae.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel XV—XVII.

<i>D.C</i> Ductus Cuvieri,	<i>V.r.r'(d, s)</i> V. renalis revehens (dextra, sinistra),
<i>A</i> Aorta,	<i>V.s.r.a</i> V. suprarenalis advehens,
<i>A.o.m</i> A. omphalomesenterica,	<i>V.v.p(d, s)</i> V. vertebralis posterior (dextra, sinistra),
<i>A.f</i> A. femoralis,	<i>M.V</i> Magenvene,
<i>A.i</i> A. ischiadica,	<i>S.V</i> seitliche Schwanzvene,
<i>V.a</i> V. abdominalis,	<i>Cl</i> Kloake,
<i>V.a.W</i> Wurzel der V. abdominalis,	<i>D</i> Darm,
<i>V.c</i> V. caudalis,	<i>G.D</i> Geschlechtsdrüse,
<i>V.c.p</i> V. cardinalis posterior,	<i>H.V</i> Herzventrikel,
<i>V.c.i</i> V. cava inferior,	<i>H</i> Hode,
<i>V.de</i> V. deferentialis,	<i>L</i> Leber,
<i>V.h.a.p.a</i> V. hepatica advehens parietalis anterior,	<i>L.G</i> Lebergang,
<i>V.h.a.v.e</i> V. hepatica advehens vertebralis,	<i>L.S</i> Leberschläuche,
<i>V.h.s</i> V. hepatica sinistra,	<i>Lu</i> Lunge,
<i>V.g.l</i> V. gastero lienalis,	<i>M</i> Magen,
<i>V.i</i> V. ischiadica,	<i>M.d</i> dorsales Darmgekröse,
<i>V.j</i> V. jugularis,	<i>N</i> Niere,
<i>V.m</i> V. mesenterica,	<i>N.H</i> Nebenhode,
<i>V.o.m(d, s)</i> V. omphalo mesenterica (dextra et sinistra),	<i>N.N</i> Nebenniere,
<i>V.u(d, s)</i> V. umbilicalis (dextra, sinistra),	<i>Oe</i> Ösophagus,
<i>V.p</i> V. portae,	<i>Od</i> Eileiter,
<i>V.r.a(d, s)</i> V. renalis advehens (dextra, sinistra),	<i>P</i> Pankreas,
<i>V.r.U(d, s)</i> V. revehens der Urniere (dextra, sinistra),	<i>Sp</i> Milz,
<i>V.r.c.U</i> V. revehens communis der Urniere,	<i>U</i> Urniere,
	<i>Ug</i> Urnierengang,
	<i>V.d</i> Vas deferens,
	<i>V.L.G</i> ventrales Lebergekröse,
	<i>V.f</i> Vesica fellea.

Tafel XV.

- Fig. 1. Sagittaldurchschnitt durch einen Embryo von *Lacerta agilis* (aus einem 3 Tage abgelegten Ei), das Verhältnis der hinteren Cardinalvene zum vorderen Abschnitt der Urniere darstellend.
- Fig. 2. Querschnitt durch die Leberanlage eines Embryo von *Lacerta agilis* (kurz vor dem Ablegen des Eies demselben entnommen).
- Fig. 3. Querschnitt durch den Darm und die ventrale Leibeswand desselben Embryo, etwas weiter caudalwärts geführt. Es ist die Verbindung der beiden V. omphalomesentericae, dorsal vom Darm getroffen.
- Fig. 4. Querschnitt durch den Darm eines um Weniges älteren Embryo, an der Stelle, an welcher sich die beiden V. omphalomesentericae ventral vom Darm vereinigt haben.
- Fig. 5. Querschnitt durch einen Embryo von *Lacerta agilis* (aus einem eben abgelegten Ei entnommen).
- Fig. 6. Querschnitt durch die Urniere eines Embryo von *Lacerta agilis* (einem 10 Tage abgelegten Ei entnommen).
- Fig. 7. Querschnitt durch die Urniere eines Embryo von *Lacerta agilis* (einem 31 Tage abgelegten Ei entnommen).
- Fig. 8. Querschnitt durch die Lebergegend eines Embryo von *Lacerta agilis*, bei welchem sich die direkte Verbindung zwischen V. cava inferior und V. umbilicalis sinistra eben hergestellt hat.
- Fig. 9. Vorderer Theil eines Querschnittes durch einen älteren *Lacerta*-Embryo, das Verhältnis der V. abdominalis zur V. umbilicalis darstellend.
- Fig. 10. Querschnitt durch die Lebergegend eines jungen *Tropidonotus*-Embryo.
- Fig. 11. Querschnitt durch die Lebergegend eines etwas älteren *Tropidonotus*-Embryo.

Tafel XVI.

- Fig. 12. Das System der zuführenden und abführenden Nierenvenen, sowie das System der hinteren Vertebralvenen der *Lacerta viridis*. Auf der rechten Seite wurde die die Vertebralvenen verdeckende Muskelschicht entfernt, während links dieselbe noch erhalten ist, wesshalb hier die Vertebralvene und ihre Äste nur durchscheinen. (Nat. Größe.)
- Fig. 13. Nebennierenpfortadersystem der *Lacerta viridis*. Rechte Seite. Hode, Nebenhode und Nebenniere sind nach links hinübergelegt. (Etwa zweimalige Vergrößerung.)
- Fig. 14. Darmvenen der *Lacerta viridis*.
- Fig. 15. Halbschematische Darstellung des Leberpfortadersystems von *Lacerta viridis* bei etwa $2\frac{1}{2}$ maliger Vergrößerung. Vorderansicht der Leber. Die Furche an der Dorsalseite der Leber, in welche die zwei Magenvenen, die als V. hepaticae adhaerentes sich einsenken, ist punktiert dargestellt, eben so die Abgrenzung des zwischen Hohlvenen- und dorsalem Darmgekröse befindlichen Leberlappens.
- Fig. 16. Die Venen der vorderen Bauchwand in ihrer Beziehung zur Leber bei *Lacerta viridis*. (Zweimalige Vergrößerung.) Der Bauchraum ist von der rechten Seite her eröffnet und die vordere Bauchwand nach links hinübergezogen, so dass sich das ventrale Lebergekröse anspannt.
- Fig. 17. Die Nieren und ihr Gefäßsystem von *Varanus arenarius*. (Nat. Größe.)

Fig. 18. Leber, ventrales Lebergekröse und vordere Bauchwandvenen von *Anguis fragilis*, nach Eröffnung des Bauchraumes von der rechten Seite und Hinüberziehen der vorderen Bauchwand nach links. (Nat. Größe.)

Fig. 19. Die V. renales advehentes und ihr Verhältnis zur Wurzel der Pfortader bei *Tropidonotus natrix*.

Tafel XVII. (Schementafel.)

Fig. 1—7. Schemen der Entwicklung des Lebervenensystems bei *Lacerta agilis* darstellend.

Fig. 8 und 9. Schemen des Venensystems der Urniere in frühen Stadien der Entwicklung bei *Lacerta agilis* darstellend.

Fig. 10. Schema, den Übergang der beiden Äste der V. caudalis an die Cardinalvenen darstellend.

Fig. 11. Schematische Darstellung des Verhältnisses der abführenden Venen der Urniere und der V. cava posterior zur Abgangsstelle der A. omphalomesenterica bei einem jüngeren,

Fig. 12 bei einem älteren Embryo von *Lacerta agilis*.

Fig. 13—17. Schematische Darstellung der Entwicklung des Systems der Lebervenen bei *Tropidonotus natrix*.

Studien über die Entwicklung des Zahnsystems bei den Säugethieren.

Von

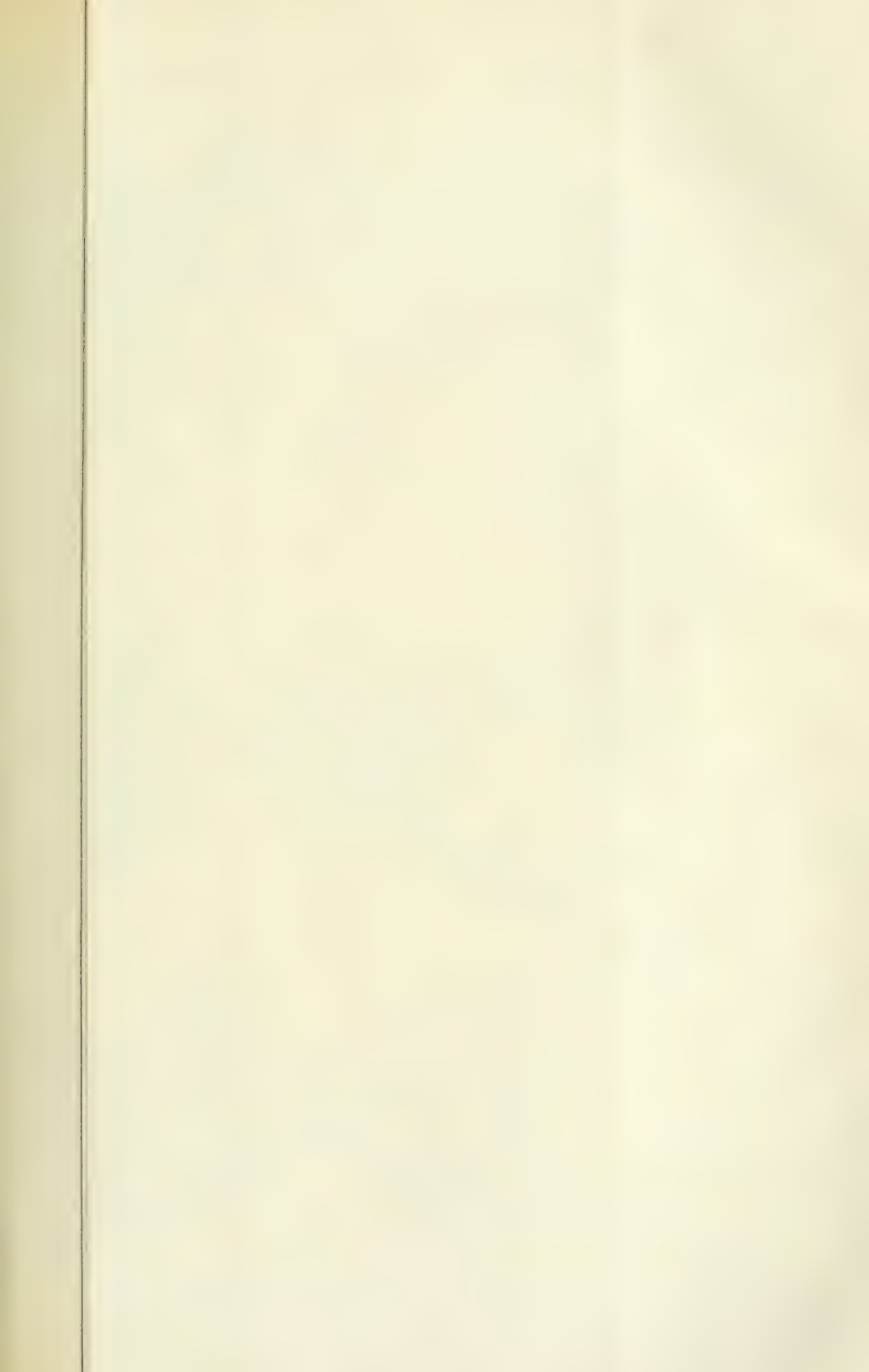
Wilhelm Leche.

Mit 20 Figuren im Text.

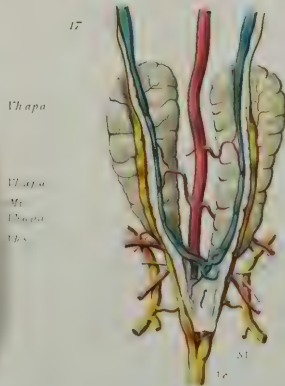
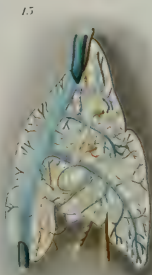
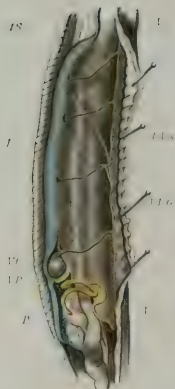
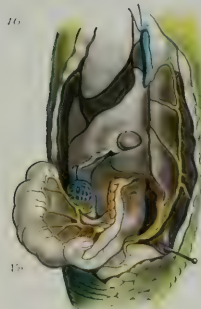
Über die Phylogenie des Säugethiergebisses sind so viele und so verschiedenartige Anschauungen ausgesprochen worden, dass es fast als eine logische Unmöglichkeit erscheinen könnte, dass nicht eine derselben das Richtige getroffen haben sollte, wenngleich keine von ihnen durch ihre Begründung bisher sich über den Rang einer mehr oder weniger plausiblen Hypothese zu erheben vermocht hat. Der Grund dieses Zustandes liegt theils im Objekte selbst, theils auch in der bisher angewandten Arbeitsmethode.

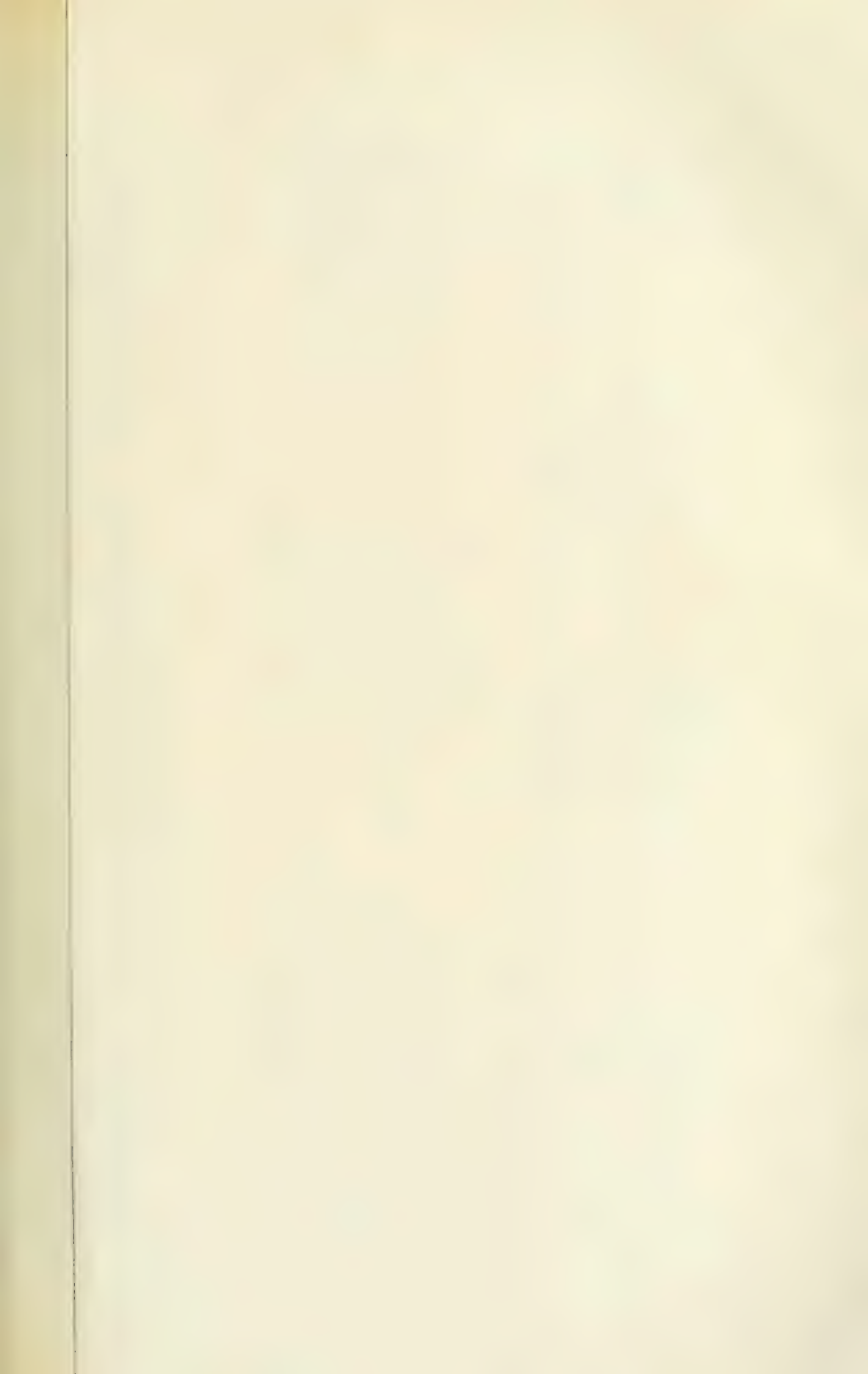
Bei kaum einem anderen Organsystem der Wirbelthiere liegt die Gefahr, Konvergenzerscheinungen mit wirklichen Homologien zu verwechseln, näher als beim Gebiss, denn kaum ein anderes ist weniger konservativ, giebt gefügiger und vollständiger auch dem leisesten Impulse von außen nach. So treffen wir denn auch bei Thierformen, deren Verwandtschaftsbeziehungen durch Untersuchung der übrigen Organisationsverhältnisse sicher erkannt sind, manchmal solche Umgestaltungen im Gebiss an, dass die auf letzterem gegründeten Ansichten über die Genealogie dieser Thiere sich als durchaus verfehlt erwiesen haben. Um diese Behauptung durch zwei Beispiele zu illustriren, erinnere ich daran, wie auf Grund ihres Gebisses der Viverride *Arctictis* zu den Procyoniden, der Procyonide *Bassaris* dagegen zu den Viverriden gestellt worden sind.

Uns fehlen noch allgemeine Gesichtspunkte für die Beurtheilung des Zahnsystems. Dies geht schon daraus zur Genüge hervor, dass

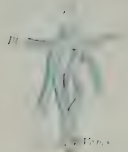
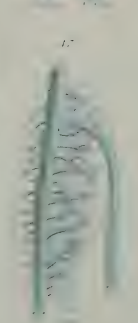
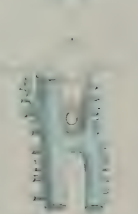
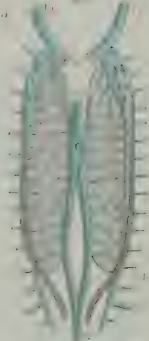
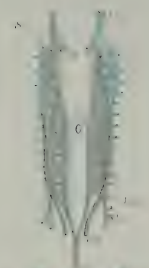
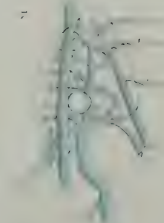








100. 101.
102. 103.
104. 105.



wir über die Beziehungen der Mehrzahl der geologisch ältesten Säuger der mesozoischen Periode, von denen bekanntlich fast nichts Anderes als das Gebiss erhalten, zu denen des Tertiärs und der Jetztzeit noch sehr im Unklaren sind. Auch die schätzenswerthen Arbeiten neuerer Forscher, wie COPE, OSBORN, SCHLOSSER, WINGE u. A. kommen kaum über einige allgemeine Vermuthungen hinaus, sobald die Untersuchungen die Grenzen der engeren natürlichen Gruppen überschreiten — ich sehe hier natürlich ganz von den oft ziemlich dilettantenhaft und wohlfeil konstruirten Zahnphilosophien ab, zu denen das Zahnsystem um so eher einladet, als im Allgemeinen nicht einmal die einfachste Präparation den kühnen Gedankenflug zu hemmen braucht. Selbst eine a priori so ansprechende und desshalb so allgemein acceptirte Vorstellung, dass die complicirteren Säugerzähne von einfachen Kegelzähnen oder, wie sie auch formulirt wird, von kegelförmigen Reptilienzähnen abzuleiten sind, hat man doch bisher keineswegs zu begründen vermocht. Über den Modus dieser Ableitung stehen sich zwei Ansichten gegenüber: während COPE, OSBORN, SCHLOSSER etc. sich bemühen nachzuweisen, dass die heutige Form der complicirten Säugethierzähne durch allmähliche Umwandlung eines ursprünglichen Kegelzahnes entstanden sei, leiten DYBOWSKI, KÜKENTHAL, RÖSE u. A. die Backenzähne der heutigen Säugethiere durch Verschmelzung mehrerer einfacher (kegelförmiger) Reptilienzähne ab. RÖSE sucht neuerdings¹ letzterer Ansicht eine thatsächliche Stütze durch die ontogenetische Beobachtung zu geben, dass die Backenzähne der Säugethiere durch Verschmelzen mehrerer dicht neben einander gelagerten Papillen entstehen, und gipfelt seine Anschauung in einem Schema, das die »Entwicklung des menschlichen Gebisses aus einem reptilienähnlichen« (!) darstellt. Aber der Autor selbst giebt zu, dass der exakte Beweis für die Richtigkeit einer solchen Behauptung durch die Entwicklungsgeschichte allein sich nicht führen lässt, und dass »die Urkunden der Paläontologie in der vorliegenden Frage noch sehr mangelhaft sind, die vergleichende Anatomie ihren Dienst gänzlich versagt« — ein Ausspruch, welcher meiner Meinung nach richtiger dahin formulirt werden kann, dass die Thatsachen sowohl der Paläontologie als der vergleichenden Anatomie ziemlich unverkennbar gegen die in dem Rösischen Schema ausgedrückte Anschauung sprechen, welche mir als ein ganzliches Verkennen der phylogenetischen Entwicklung erscheint —

¹ Anatomischer Anzeiger. VII. Jahrgang. 1892.

ganz abgesehen davon, dass auch die von RÖSE hervorgehobenen embryologischen Thatsachen nicht unbedingt zu der von ihm vertretenen Ansicht führen. Ich komme später auf die Frage nach dem Ursprung des Säugethiergebisses zurück.

Um auf dem Gebiete der Morphologie des Säugethiergebisses zu etwas Anderem als bloß zu tastenden Vermuthungen zu gelangen, um allgemeine Gesichtspunkte zu gewinnen, muss dieses Gebiet jedenfalls von verschiedenen Seiten angegriffen werden. Zunächst sind die Beziehungen des ersten, des sog. Milchgebisses zum zweiten, dem bleibenden Gebisse sowohl in ihrer Anlage und Entwicklung bei möglichst verschiedenen Gruppen im Detail festzustellen, wie sie für den Menschen von RÖSE¹ und für die Beutelratte von KÜKENTHAL² durchgeführt ist, als auch — und hier liegen nur für einzelne Gruppen brauchbare Materialien vor — sind die Befunde beim Milchgebiss historisch, d. h. in Bezug auf paläontologische und vergleichend-anatomische Thatsachen zu verwerthen. Bei allen Studien über das Zahnsystem muss man, da es sich hier um ein Organsystem handelt, das besonders rasch auf äußere Einflüsse reagirt, vom »Individuum«, nicht von der »Art« ausgehen. Es sind also in beiden Gebissen die individuellen Schwankungen, dann die Modifikationen von Art zu Art, dann dieselben innerhalb einer natürlichen Gruppe ins Auge zu fassen, um die speciellen Homologien sowie den progressiven und regressiven Entwicklungsgang sowohl des einzelnen Zahnes als des Gebisses in toto festzustellen. Erst nachdem dies für mehrere natürliche Gruppen geschehen, kann eine ausgedehntere Vergleichung fruchtbringend sein. Das sind keine pedantischen Forderungen; denn zu welchen Trugschlüssen es führt, die in einer Gruppe gewonnenen Resultate ohne Weiteres auf eine andere zu übertragen, lehrt die Geschichte unserer Wissenschaft zum Überdruß. Gleichzeitig sind auch die mechanischen Bedingungen, unter denen das Gebiss sich entwickelt und arbeitet, somit vor Allem das Kiefergelenk und die Kiefermuskulatur, in den Kreis der Untersuchungen zu ziehen. Dass bei allen morphologischen Forschungen über dieses Organsystem ganz specielle Rücksicht auf die Lebensweise zu nehmen ist, würde nicht einmal der Erwähnung bedürfen, falls nicht dieses Moment nur zu oft ganz außer Acht gelassen wird.

¹ Archiv für mikroskopische Anatomie. Bd. XXXVIII. 1891.

² Anatomischer Anzeiger. Jahrg. 6. 1891 und Jenaische Zeitschrift für Naturwissenschaft. Bd. XXVI. 1892.

Wie undankbar auch — verglichen namentlich mit den leichter errungenen (und rascher publicirbaren!) Resultaten so mancher anderer morphologischer Fragen — Arbeiten nach dem eben dargelegten Plane erscheinen mögen, so ist doch unschwer einzusehen, dass dieselben für die Erschließung des wirklichen, d. h. historischen Vorganges der Ausbildung der Säugethiere, wenn nicht die hauptsächlichste, so doch einer der hauptsächlichsten Handhaben abgeben. Das Gebiss ist nämlich — abgesehen theilweise vom Skelet — das einzige Organsystem, wo wir Ontogenese (Milchgebiss) und wirkliche, historische Phylogenese (d. h. Stammesgeschichte, gestützt auf paläontologische, nicht bloß vergleichend-anatomische Befunde) direkt mit einander vergleichen können. Hierzu kommt ja noch, dass wir von den ältesten Säugethieren keine morphologisch brauchbarere Reste als die Zähne besitzen. Es erhält somit von diesen Gesichtspunkten aus das Studium des Gebisses eine hervorragende Bedeutung und kann unter Voraussetzung richtiger Werthschätzung zu einem werthvollen Prüfsteine des biogenetischen Satzes werden.

Die oben kurz vorgetragene Auffassung betreffs des Untersuchungsmodus hat sich allmählich bei mir in der langen Zeit entwickelt, während welcher ich mich — oft unter ziemlich resultatlosem Umhertasten — bald mehr speciell, bald mehr als Mittel zum Zweck behufs der Genealogie einzelner Säugethiergruppen mit dem Studium des Zahnsystems beschäftigt habe. Nachdem ich nämlich nicht unbeträchtliches Material für eine Darstellung des Milchgebisses bei mehreren Säugethiergruppen gesammelt hatte, kam ich zur Einsicht, dass dieses Material so lange der rechten Beleuchtung entbehre, als die ontogenetischen Beziehungen zwischen Milch- und Ersatzzähnen nicht aufgeklärt waren, wesshalb ich mich entschloss, letztere Frage durch Untersuchung lückenloser Schnittserien möglichst vieler Typen und Stadien in Angriff zu nehmen. Gleichzeitig suchte ich die gemachten Erfahrungen durch Herbeiziehen sowohl lebender als fossiler Formen phylogenetisch zu verwerthen.

Stets wieder habe ich die Veröffentlichung meiner Untersuchungen, von denen einige Theile schon seit Jahren abgeschlossen sind, verzögert, da ich noch immer kein richtiges Verhältnis zwischen dem von mir Geforderten und den erlangten Resultaten habe gewinnen können. Wenn ich heute von einem Theile meiner ontogenetischen Untersuchungen einen vorläufigen Bericht publicire, so ist dies nicht nur dadurch veranlasst, dass einige Resultate, zu denen ich hier ge-

kommen bin, in kritischen Punkten mit den bereits von anderen Forschern veröffentlichten entweder übereinstimmen oder sich in Einklang bringen lassen, sondern auch dadurch, dass die Durchmusterung sowohl meines recht bedeutenden Materials als auch desjenigen meiner Vorgänger mich zu der Überzeugung gebracht hat, dass fortgesetztes Arbeiten auf diesem Gebiete kaum nennenswerthe weitere Aufschlüsse in Bezug auf die allgemeinen Fragen zu Tage fördern würde. Einige Resultate auf phylogenetischem Gebiete, welche mehr oder weniger unmittelbar aus den ontogenetischen Untersuchungen sich ergeben haben, theile ich zusammen mit einigen allgemeineren Ergebnissen aus meinen Studien über die Morphologie des Säugergebisses ebenfalls hier mit.

In der ausführlichen Arbeit, deren Erscheinen durch die Herstellung der zahlreichen Tafeln nothwendigerweise eine Verzögerung erleidet, wird selbstverständlich die sehr umfangreiche, hierher gehörige Litteratur, ausgiebiger als hier möglich, Berücksichtigung finden.

Die Entwicklung der Zähne und die Beziehungen der beiden Dentitionen zu einander

habe ich bisher an lückenlosen Schnittserien von folgenden Säugethieren untersucht:

Erinaceus europaeus (8 verschiedene Stadien, Embryonen und junge Thiere),

Talpa europaea (1 Stadium),

Sorex vulgaris (1 Stadium),

Didelphys marsupialis (6 Stadien),

*Myrmecobius fasciatus*¹ (1 Stadium),

*Perameles nasuta*¹ (1 Stadium),

Trichosurus vulpinus (2 Stadien),

Phascolaretus cinereus (1 Stadium),

Tatusia peba und *hybrida*¹ (4 Stadien),

Bradypus sp.¹ (2 Stadien),

*Felis domestica*¹ (3 Stadien),

*Canis familiaris*¹ (1 Stadium),

*Homo sapiens*¹ (3 Stadien, Kinder),

*Phocaena communis*¹ (4 Stadien),

*Balaenoptera borealis*¹ (1 Stadium).

¹ Nur Unterkiefer untersucht.

Außerdem sind Schnittserien mehrerer Stadien von *Siredon pisciformis*, *Anguis fragilis* und *Lacerta vivipara* zur Vergleichung untersucht worden.

Sowohl äußere praktische Gründe als auch theoretische Erwägungen bestimmten mich,

Erinaceus europaeus

als Ausgangspunkt für meine Studien über den Entwicklungsmodus des Säugegebisses zu wählen. Einmal lag mir von dieser Art eine genügende Anzahl gut konservirter Entwicklungsstadien vor. Von theoretischem Gesichtspunkte wiederum musste ein Mitglied der Insectivorenordnung und innerhalb dieser wieder ein Erinaceide schon deshalb als ein besonders günstiges Objekt erscheinen, als diese Thiere in mehreren Organisationsverhältnissen ein primitiveres Gepräge als die Mehrzahl der übrigen Placentallier bewahrt haben. Alsdann liegt auch für die Erinaceiden ein brauchbareres paläontologisches Material als für die übrigen Insectivoren vor, das uns eine willkommene Ergänzung und Kontrolle der auf ontogenetischem und vergleichend-anatomischem Wege erschlossenen Thatsachen in die Hand giebt. Es eignet sich also *Erinaceus* vorzüglich, die oben vorgetragenen Grundsätze in ihrer Anwendung zu zeigen.

Um den Leser in den Stand zu setzen, möglichst unbehelligt von jeder Doktrin sich eine exakte Anschauung von den Vorgängen bei der Entwicklung sämtlicher Zähne, wie dieselben aus dem Studium vollständiger Schnittserien (Frontal- und Sagittalschnitte sich ergeben, zu bilden, werden in meiner ausführlichen Arbeit die verschiedenen Stadien vom jüngsten bis zum ältesten einzeln, also in derselben Weise wie sie zur Untersuchung gelangt sind, beschrieben werden¹. Hier gebe ich einige Hauptzüge des Entwicklungsganges, welche ohne oder mit wenigen Abbildungen, die aus den Tafeln der größeren Publikation ausgewählt sind², verständlich sind.

Für das normal persistirende Gebiss des gemeinen Igels wähle ich folgende Zahnformel, deren morphologische Berechtigung (abgesehen von der Ordnungsnummer der Prämolaren) durch die folgende Untersuchung nachgewiesen werden wird:

¹ Auf Schnitten und zwar von einem Stadium ist das fötale Igelgebiss bisher nur von SCHWINK (Über den Zwischenkiefer und seine Nachbarorgane bei Säugethieren. 1888) untersucht worden.

² Alle Abbildungen sind mit Hilfe der Camera lucida entworfen, theilweise vereinfacht, aber nicht schematisirt oder (mit Ausnahme von Fig. 18) kombiniert.

J1, J2, Jd3, C, Pd2, P3, P4, M1—3

J2, Jd3, Cd Pd3, P4, M1—3,

wobei *Jd3, Pd2* etc. die sog. Milchzähne bezeichnen.

Unterkiefer. Bei dem jüngsten (16 mm langen) Embryo sind an der Schmelzleiste (= Zahnleiste SCHWINK u. A., Schmelzkeim KÖLLIKER etc., Primitivfalte BAUME), welche ununterbrochen durch die ganze Kieferlänge geht und in ihrem hinteren Theile, wo die mehr entwickelten Zahnanlagen vorkommen, die größte Tiefe erreicht, Schmelzkeime (= Schmelzorgane) für *Jd2, Jd3, Cd, Pd3, Pd4* und *M1*¹ differenzirt. Während die Schmelzkeime für die vier erstgenannten nicht über das knospenförmige Stadium² hinausgekommen sind, haben die beiden letzten (*Pd4* und *M1*) das kappenförmige erreicht. Nicht nur diejenigen knospenförmigen Schmelzkeime, welche eine ansehnlichere Größe erreicht haben, sondern auch die Schmelzleiste, wo sie eine bedeutendere Tiefe erlangt, rufen eine Verdichtung der umgebenden Mesodermzellen hervor, welche Verdichtung somit an und für sich noch keineswegs als Anlage eines Zahnbeinkeimes anzusehen ist; weder in dem einen noch in dem anderen Falle ist hier schon eine deutlich concentrische Anordnung oder gar eine veränderte Form der Mesodermzellen nachzuweisen; diese tritt erst später auf. KÖLLIKER's und TOMES-HOLLAENDER's Angabe, dass Zahnpapillen und Schmelzkeime so ziemlich gleichzeitig auftreten, stimmt weder mit den Befunden beim Igel noch bei einer anderen von mir untersuchten Form überein. Der geringe Ausbildungsgrad des Unterkiefers dokumentirt die schon von SCHWINK u. A. erkannte völlige Unabhängigkeit der Zahnanlagen von der Kieferbildung.

Bei einem 23 mm langen Embryo haben die Schmelzkeime der

¹ Die Berechtigung dieser Bezeichnungen ergibt sich natürlich erst durch die Befunde der späteren Stadien.

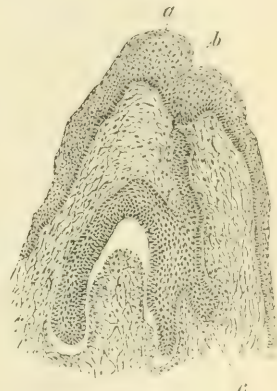
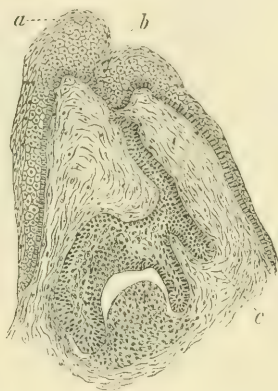
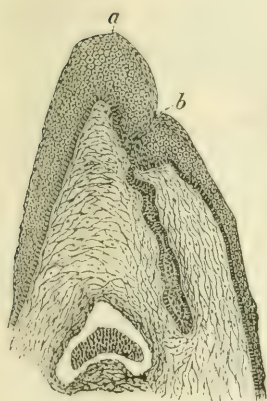
² Um den Ausbildungsgrad des Schmelzkeims ohne weitschweifige Umschreibungen kurz charakterisiren zu können, unterscheide ich drei Entwicklungsstadien desselben: 1) das knospenförmige Stadium, welches die erste Differenzirung des Schmelzkeims als einfache Anschwellung der Schmelzleiste darstellt; 2) das kappenförmige, auf welchem Stadium die knospenförmige Anlage durch den emporsprossenden Zahnbeinkeim eingestülpt worden ist, ohne sonst wesentlichere histologische Veränderungen erlitten zu haben; 3) das glockenförmige ist durch die glockenförmige, vom Schmelzorgan umfasste Höhlung und durch die Differenzirung der Zellen in äußeres und inneres Schmelzepithel sowie Schmelzpulpa ausgezeichnet; mit diesem Stadium hat der Schmelzkeim das Culmen seiner Ausbildung erlangt; die Veränderungen, welche mit der Bildung der Hartgebilde einhergehen, leiten seine Rückbildung ein.

Jd3, *Ud* und *Pd3* das kappen-, der *Jd2*, *Pd4* und *M1* das glockenförmige¹ Stadium erreicht; *M1* ist von allen am weitesten entwickelt; gleichzeitig lockert sich der Zusammenhang zwischen Schmelzleiste und Mundhöhlenepithel über den letztgenannten Zähnen. Hinter *M1* hat sich in der Fortsetzung der Schmelzleiste noch der Schmelzkeim des *M2* entwickelt, welcher etwa in der Mitte zwischen kappen- und glockenförmigem Stadium steht; erst bei älteren (35—43 mm langen) Embryonen tritt ebenfalls in der hinteren Verlängerung der Schmelzleiste *M3* auf. — Wie ein Blick auf die Fig. 1—7 lehrt, giebt sich die höhere Entwicklungsstufe des *Pd4* und *M1* dem jüngeren Stadium gegenüber auch dadurch kund, dass ihr Schmelzkeim sich

Fig. 1.

Fig. 2.

Fig. 3.



Erinaceus-Embryo von 23 mm Körperlänge. Frontalschnitte (wie alle die folgenden Abbildungen mit Ausnahme von Fig. 15) durch den Unterkiefer. Alle Figuren sind so orientirt, dass die rechte Seite vom Leser der Lingualfläche entspricht. Fig. 1. Schmelzleiste neben dem vordersten Ende von *Pd4*. Fig. 2—3. Anlage des *Pd4*. *a* Zahnwall, *b* Zahnfurche, *c* tiefes Ende der Schmelzleiste.

vollständig von der Schmelzleiste abschnürt, indem das vordere und hintere schmälere Ende des Schmelzkeims (Fig. 1) sich von der Schmelzleiste schon losgelöst hat, während er auf Schnitten, in welchen die Zahnanlage nahe ihrer Mitte getroffen ist (Fig. 3), zum größten Theil mit der Schmelzleiste verbunden ist, so dass auf dem Frontalschnitte nur das tiefe Ende der letzteren als »Sprosse« oder »Knospe« medialwärts vom Schmelzkeime frei hervorragt. Ich hebe besonders hervor, dass auch diese freien Enden der Schmelzleiste von demselben verdichteten Mesodermgewebe, welches das Zahnsäckchen bildet, umgeben ist. — Besonders beachtenswerth ist das Verhalten

¹ Siehe Anmerkung pag. 508.

des *M1* zur Schmelzleiste: diese ist nämlich unmittelbar vor der Zahnanlage nicht als gerade Leiste in das Mesoderm eingesenkt, sondern mit der Winkelöffnung medialwärts gerichtet; in Folge dessen ist auch die Richtung des »Fortsatzes« der Schmelzleiste hier nicht

Fig. 4.

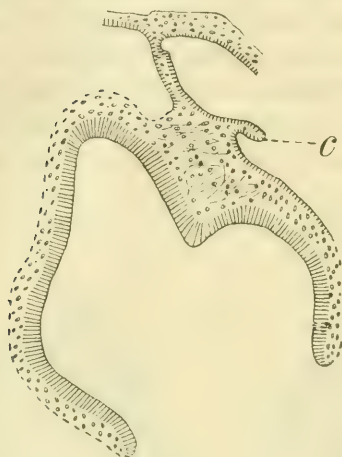


Fig. 5.



Fig. 6.

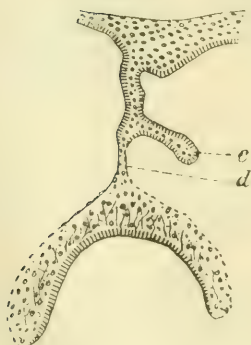
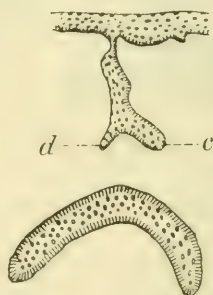


Fig. 7.



Erinaceus-Embryo (23 mm). Unterkiefer; einander nahe liegende Schnitte durch den hinteren Theil des Schmelzorgans für *M1*. *d* verschmälertes Ende des Schmelzkeims, die Verbindungsleiste zwischen Schmelzkeim und Schmelzleiste bildend. *c* wie bei Fig. 2 und 3.

senkrecht zur Oberfläche des Mundhöhlenepithels, sondern schräg zu derselben gestellt (Fig. 4). Bilder wie Fig. 5—7 erhält man von Schnitten, wo der Schmelzkeim nach hinten allmählich den Zusammenhang mit der Schmelzleiste verliert, indem er schmaler wird. — Das hier als das tiefe Ende der Schmelzleiste am Schmelzkeime

nachgewiesene Gebilde, welches aber erst bei der beginnenden Abschnürung des Schmelzkeims von der Schmelzleiste frei hervortritt, wird, wie bekannt, von den meisten Autoren als Anlage des bleibenden Zahnes gedeutet. Ich verweise besonders auf die bekannten Arbeiten von KÖLLIKER, WALDEYER und KOLLMANN. Es ist BAUME'S¹ unbestreitbares Verdienst, zuerst die rechte Natur des von früheren Verfassern ohne Weiteres als Schmelzkeim des bleibenden Zahnes gedeuteten Gebildes sicher als Schmelzleistenende erkannt zu haben, wenn er auch dieses Verdienst durch seine späteren Behauptungen bedenklich schmälert. POUCHET und CHABRY² sind unabhängig von BAUME zu derselben Deutung in Bezug des Schmelzleistenendes gelangt. RÖSE'S (l. c.) mustergültige Untersuchung hat dieses Verhalten auch beim Menschen klargestellt. Auch einer der neuesten Untersucher, SCHWINK, hat zwar das Schmelzleistenende als solches richtig erkannt, aber, wie auch aus den von ihm abgebildeten Schnitten vom Schmelzkeim beim Igel (l. c. Fig. 42—43) hervorgeht, das Schmelzleistenende ohne Weiteres als »Anlage des bleibenden Zahnes« aufgefasst. Dass nun aber in der That keineswegs immer aus diesem Ende wirklich ein Schmelzkeim resp. eine Zahnanlage hervorgeht, würde SCHWINK schon durch die Untersuchung der vollständigen Schnittserie erkannt haben, indem, wie wir gesehen, auch neben einem Molaren (*M1*) diese »Sprossenbildung« vorhanden ist.

Bei einem 43 mm langen Embryo hat sich aus dem Ende der Schmelzleiste, medialwärts von *Pd4*, der knospenförmige Schmelzkeim für *P4*, welcher somit der zuerst auftretende Ersatzzahn im Unterkiefer ist, entwickelt.

Beim neugeborenen Thiere (55 mm lang) sind an *Jd2*, *Pd4*, *M1* und 2 Hartgebilde entwickelt, während die Schmelzkeime von *Jd3*, *Cd* und *Pd3* auf der Grenze zwischen kappen- und glockenförmigem Stadium stehen. Schon hier ragt an der medialen Fläche des Schmelzkeims des *Jd3* das tiefe Ende der Schmelzleiste als »Fortsatz« hervor, und gehen wir zum nächsten Stadium (74 mm lang), so finden wir, dass dieses Ende sich zu einem deutlichen knospenförmigen Schmelzkeim, welcher von verdichtetem Bindegewebe umgeben ist, entwickelt hat (Fig. S). Da nun auch medialwärts, *Cd*, ein freies Schmelzleistenende vorkommt, konstatiren wir also hier die bemerkenswerthe Thatsache, dass medialwärts von Zähnen, an deren

¹ Versuch einer Entwicklungsgeschichte des Gebisses. 1882.

² Journal de l'anatomie et de la physiologie par ROBIN et POUCHET. 1884.

Stelle, wie die späteren Stadien zeigen, niemals Ersatzzähne treten, ein knospenförmiger Schmelzkeim vorhanden ist, welcher sich in keiner Weise von denjenigen unterscheidet, aus denen in der That Zähne hervorgehen. Von diesen

Fig. 8.



Erinaceus-Junges (74 mm).
Unterkiefer; *Jd3* (*c*) mit dem
zum Schmelzkeim entwickelten
tiefen Schmelzleistenende (*c'*).
d wie in Fig. 6.

unterscheidet sich das bei *M1* (s. oben) und beim neugeborenen Thiere auch über *M2* vorkommende freie, medialwärts gerichtete Schmelzleistenende¹ dadurch, dass es keine Anschwellung zeigt und in Folge dessen auch keine Verdichtung im Bindegewebe hervorgerufen hat. Nur die Untersuchung älterer Stadien kann hier entscheidenden Aufschluss geben, ob ein sich entwickelnder Schmelzkeim oder nicht vorliegt; einzelne Schnitte, wie z. B. SCHWINK's Fig. 42, 43 und 70 beweisen in dieser Beziehung an und für sich durchaus nichts.

Auch verdient beim neugeborenen Thiere das Verhalten der Schmelzleiste über dem hinteren Ende des *Pd4* erwähnt zu werden: das oberflächliche, mit dem Mundhöhlenepithel in Verbindung stehende Ende der Schmelzleiste entwickelt sich durch Vermehrung seiner Zellen zu einem Schmelzkeim-ähnlichen Gebilde, aus dem aber, wie die Untersuchung schon des nächsten Stadiums beweist, nicht der *P4* oder überhaupt irgend ein anderer Zahn hervorgeht. Ich stelle diesen Befund zunächst dem von BAUME (l. c.) bei einem 18 cm langen Schweinsembryo geschilderten und in Fig. 17 abgebildeten Verhalten an die Seite, welchen Befund BAUME als Beweis seiner Behauptung, dass die bleibenden Zähne sich aus »noch übrig gebliebenen Resten« der Schmelzleiste, »welche thatsächlich niemals an der Bildung der Milchzähne betheiligt gewesen sind«, entwickeln. Für die Richtigkeit der BAUME'schen Behauptung beweisen aber solche Befunde nicht das mindeste. Aus dem von mir beobachteten Gebilde entwickelt sich kein Zahn, und BAUME giebt weder an, zu welchem Ersatzzahn sich jener Schmelzkeim entwickeln sollte, noch hat er nachzuweisen versucht, dass die Zahnanlagen der Ersatzzähne, wie er sie auf Fig. 38—40 abbildet, aus einem solchen Gebilde hervorgegangen sind. Jedenfalls ist der von BAUME gemachte Befund eben so wie der oben von mir beim Igel geschilderte als ein ver-

¹ Der Verbindungstheil der Leiste mit dem Schmelzkeim ist hier schon sehr reducirt.

kümmerter Schmelzkeim zu beurtheilen, aus dem sich nunmehr kein Zahn entwickelt — somit ein in phylogenetischer Beziehung bemerkenswerthes Faktum, das aber für die Beurtheilung des Verhaltens der »Milchzähne« zu den »Ersatzzähnen« ohne Beweiskraft ist.

Beim 74 mm langen Jungen spaltet sich der tiefe Theil der Schmelzleiste neben *Jd 2* in zwei Schenkel, von denen der dickere mediale die direkte Fortsetzung der Schmelzleiste, der dünnere laterale und mehrfach gefaltete die auf diesen Rest reduirte Verbindung zwischen Schmelzleiste und -keim ist (Fig. 9 *d*). Nachdem dieser Zusammenhang aufgehört, trennt sich der tiefere Theil der

Fig. 9.

Fig. 10.

Fig. 11.



Erinaceus-Junges (74 mm). Unterkiefer. Die Schnitte demonstrieren die Entstehung des knospenförmigen Schmelzkeims des *J2*. *c*, *d* wie vorher. *f* *Jd 2*.

Schmelzleiste vom oberflächlichen ab und schwillt gleichzeitig zum knospenförmigen Schmelzkeime des *J2* an, der von verdichtetem und concentrisch gelagerten Bindegewebe umgeben wird Fig. 9—11. — *Pd 4* hat sich nun so weit entwickelt, dass jeglicher Zusammenhang zwischen ihm und der Schmelzleiste aufgehoben ist. Letztere vertieft sich und am tiefen Ende ist der hier kappenförmige Schmelzkeim des *P4* Fig. 12 entwickelt; derselbe entsteht durch Zellwucherung der Lateralfäche des Schmelzleistenendes, also an der gegen *Pd 4* gekehrten Seite.

Die Schmelzleiste stellt bei den älteren untersuchten Stadien mehrfach ein siebartig oder netzförmig durchlöcherteres Band vor, wie es RÖSE beim Menschen beschrieben hat.

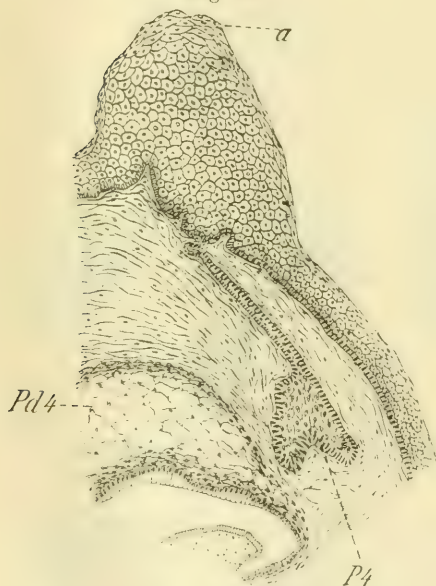
Beim ältesten von mir auf Schnitten untersuchten Thiere (140 mm

lang) waren an beiden Ersatzzähnen (*J2* und *P4*) bereits Hartgebilde entwickelt; die Schmelzleiste ist bis auf ein zweifelhaftes Rudiment verschwunden.

Wie der hinterste Molar (*M3*) durch eine Anschwellung des hinteren Endes der Schmelzleiste über *M2* entsteht, lehrt der in Fig. 13 abgebildete Frontalschnitt.

Vor dem ersten zur Entwicklung kommenden Zahne habe ich auf allen Stadien vom 23 mm langen Embryo bis 74 mm langen Jungen eine Schmelzleiste mit einem deutlichen knospenförmigen Schmelzkeime angetroffen. Dies ist also jedenfalls ein *Jd1*, welcher, da er schon beim 74 mm langen Jungen der Verödung durch Einwucherung

Fig. 12.



Erinaceus-Junges (74 mm). Unterkiefer.
a wie vorher.

Fig. 13.



Erinaceus, neugeb. Junges (55 mm).
Unterkiefer. Hinteres, zum knospenförmigen
Schmelzkeim des *M3* angeschwollenes und von
verdichtetem Bindegewebe umgebenes Ende der
Schmelzleiste, oberflächlich von *M2* gelegen.

von Bindegewebe anheimfällt, niemals zur Entwicklung kommt. Sein Vorhandensein berechtigt aber jedenfalls, der gewöhnlichen Nomenklatur entgegen, den ersten Zahn des Unterkiefers als *Jd2* zu bezeichnen.

Da im **Oberkiefer** hauptsächlich nur solche Abweichungen vorkommen, welche von der verschiedenen Anzahl und Bedeutung der Zähne veranlasst werden, kann ich mich hier auf folgende Bemerkungen beschränken.

Beim 23 mm langen Embryo zeigen die Zähne folgenden Ausbildungsgrad: *Jd1*, *Cd*, *Pd4* und *M1* haben einen glockenförmigen Schmelzkeim, während *Jd2*, *Jd3*, *Pd2* und *Pd3* noch auf dem kappenförmigen Stadium stehen; von diesen macht der Schmelzkeim des *Cd* den Eindruck des Verkümmertseins. Verfolgen wir die Entwicklung des letztgenannten Zahnes, so bemerken wir bei älteren Embryonen, dass das freie (tiefe) Ende der Schmelzleiste neben dem Schmelzkeim des *Cd* auf allen Schnitten tiefer in das Bindegewebe hineinragt als die Schenkel des Schmelzkeims. Beim neugeborenen Thiere ist *Cd* allen übrigen Zähnen in der Entwicklung vorangeeilt. Für diesen Zahn hat also BAUME'S (l. c.) Ausspruch, dass die geringeren Produkte zuerst, die besseren zuletzt geliefert werden, seine Berechtigung, während sonst meist gerade das Gegentheil stattfindet, ohne dass sich in dieser Beziehung ein bestimmtes Gesetz erkennen ließe: die zuerst fertigen Zähne (*Pd3* und *M1*) gehören zu den am höchsten ausgebildeten. *Cd* ist völlig von der Schmelzleiste abgelöst, und diese trägt eine starke Anschwellung am tiefen Ende, welche den knospenförmigen Schmelzkeim des *C*, der beim 74 mm langen Jungen das kappenförmige Stadium erreicht, darstellt. Beim 53 mm langen Thiere ist *Cd* ganz verschwunden, während *C* das glockenförmige Stadium erreicht, schon eine kleine Dentinkappe ausgebildet hat und viel weiter entwickelt ist als irgend ein anderer Ersatzzahn, was um so auffallender ist, als bei dem nächst jüngeren Individuum *C* weniger weit ausgebildet als *P4* ist.

Wie die älteren Stadien lehren, entwickeln sich im Oberkiefer aus den Endstücken der Schmelzleiste außerdem Ersatzzähne für *Jd1*, *Jd2*, *Pd3* und *Pd4*.

Ein freies Schmelzleistenende ist auch bei den anderen Zähnen (*Jd3*, *Pd2* und *M1*) auf den entsprechenden Entwicklungsstadien ganz wie im Unterkiefer ausgebildet.

Eine im Unterkiefer bemerkte, niedrige Leiste, welche von der Labialfläche der Schmelzleiste ausgeht, hat sich im Oberkiefer neben *Jd3* stärker entwickelt. Beim 23 mm langen Embryo ist dieselbe eine hohe, nur auf einigen Schnitten an der Spitze angeschwollene Leiste (Fig. 14). Beim neugeborenen Thiere (55 mm) ist dieselbe zu einem gut ausgebildeten, knospenförmigen Schmelzkeim entwickelt (Fig. 15 c). Beim 74 mm langen Jungen ist die Lage des *Jd3* sowohl als der Schmelzleiste und der lateralen Leiste in der Weise alterirt, dass die Schmelzleiste mit dem freien (tiefen) Ende (c) lingualwärts, die letztere labialwärts gerichtet ist: beim

83 mm langen Jungen endlich trägt die laterale Leiste an ihrer Spitze ein »Epithelialnest«, somit ein aus der Schmelzkeimanlage

Fig. 14.

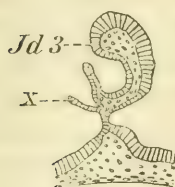


Fig. 15.

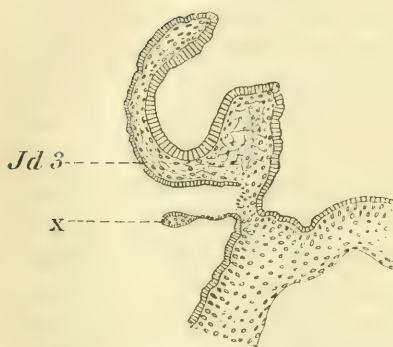
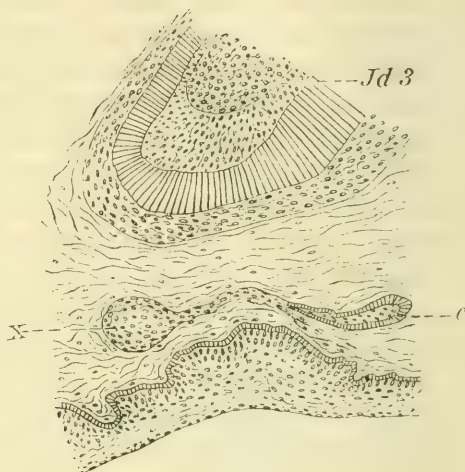


Fig. 16.



Erinaceus. Fig. 14. Embryo von 23 mm Körperlänge. Fig. 15. Neugeborenes Thier, 55 mm. Fig. 16. Junges, 83 mm. Oberkiefer mit dem Schmelzorgan des *Jd 3*. *x* laterale Leiste bei Fig. 15 mit Schmelzkeim, bei Fig. 16 mit degenerirtem solchen (Epithelialnest).

hervorgegangenes Degenerationsprodukt (Fig. 16). Nach diesen Befunden ist somit nicht daran zu zweifeln, dass neben einem Milchzahne (*Jd 3*) die Anlage eines dem Milchgebiß vorhergehenden Zahnes vorhanden ist.

Fig. 17.



Erinaceus, junges, 83 mm langes Thier. Oberkiefer mit der Anlage des *Pd 4* und *P4*. *y* mediale Längsleiste. *a* wie vorher.

Besonders bemerkenswerth ist ferner das Verhalten der Schmelzleiste neben dem glockenförmigen Schmelzkeim des *P4* beim 83 mm langen Thiere: dieselbe hat nämlich unmittelbar oberflächlich vom Schmelzkeim eine mediale Längsleiste, welche offenbar nichts Anderes als das Ende der Schmelzleiste

ist (Fig. 17). Wir haben hier somit das gleiche Verhalten zwischen Schmelzkeim und -leiste wie auf früherem Stadium, z. B. beim un-

teren *M1* (Fig. 4—5), welcher etwa auf derselben Entwicklungsstufe wie hier *P4* steht. Dasselbe ist bei dem älteren (140 mm langen) Thiere mit *P3* der Fall. Wir finden somit, dass auch bei Ersatzzähnen sich der Schmelzkeim, wenn er das glockenförmige Stadium erreicht hat, sich von dem Schmelzleistenende emancipiren kann. Hieraus ergiebt sich die Möglichkeit einer dritten Dentition. Ich bemerke hier nachträglich, dass bei anderen Ersatzzähnen wie beim oberen *C* und den unteren *J2* und *P4* das Schmelzleistenende vielleicht völlig für die Herstellung des Ersatzzahnes verbraucht wird, und somit auf dem Frontalschnitte keine freie »Knospe« neben dem Schmelzkeime vorhanden ist: dies schließt jedoch nicht aus, dass eine solche, mehr oder weniger bedeutend, auf einem nicht beobachteten Zwischenstadium vorhanden sein kann.

Ich fasse kurz einige Resultate zusammen, welche sich aus der obigen Untersuchung speciell für die untersuchte Thierform ergeben — die Ergebnisse von allgemeinerer Natur werden im Zusammenhang mit den aus der Untersuchung auch der anderen Thiere sich ergebenden Thatfachen berücksichtigt werden.

Zunächst bemerken wir, dass bei *Erinaceus europaeus* von ausgebildeten (funktionirenden) Ersatzzähnen nur folgende¹ vorkommen:

$$\frac{J1, J2, C, P3, P4}{J2, P4.}$$

Damit ist auch der Charakter der von jenen verdrängten Zähne

$$\frac{Jd1, Jd2, Cd, Pd4}{Jd2, Pd4}$$

dem gewöhnlichen Sprachgebrauche nach als Milchzähne, den zum allergrößten Theil irrigen Auffassungen gegenüber, welche in der Litteratur vorliegen, definitiv festgestellt².

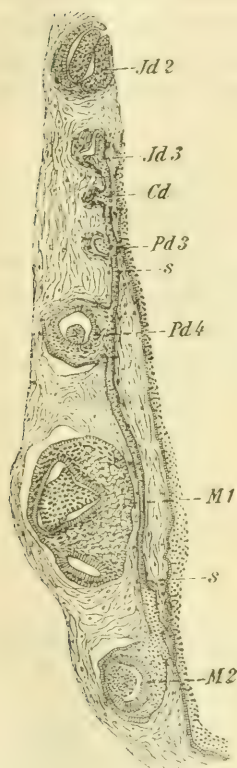
Es entsteht dann zunächst die Frage, wie diejenigen Zähne, an

¹ Vergleiche die oben (pag. 508) mitgetheilte Zahnformel.

² Die beiden neuesten selbständigen Untersuchungen über das Milchgebiss sind zu sehr verschiedenen Resultaten gelangt. Während nämlich SAHLERTZ [Videnskablige Meddel. fra den Naturhistoriske Forening i Kjöbenhavn. 1871] dieselbe Anzahl Zähne wie ich gefunden hat, beschreibt TAUBER Naturhistorisk Tidsskrift. Bd. VIII. 1872 außerdem »intra-uterine Milchzähne«, welche den übrigen vor den Molaren gelegenen Zähnen vorausgehen sollen. Wie TAUBER zu diesem Befunde gekommen sein kann, ist mir nicht verständlich. Schnitte hat er eben so wenig wie seine Vorgänger untersucht.

deren Stelle keine Ersatzzähne auftreten, also nach dem gewöhnlichen Sprachgebrauche der dritte Schneidezahn und der vorderste Prämolare oben, der letzte Schneide-, der Eckzahn und der vorderste Prämolare unten, sowie obere und untere Molaren, zu beurtheilen sind. Die Art und Weise der Entwicklung, wobei ich hier speciell auf die nebenstehende Fig. 18 verweise und ihr Verhalten zur Schmelzleiste betone, lassen keine andere Deutung zu, als dass sowohl die letztgenannten Schneide-, Eckzähne und Prämolaren, als auch sämtliche Molaren, also:

Fig. 18.



Erinaceus-Embryo (43 mm lang). Horizontalschnitt durch den Unterkiefer, nach zwei auf einander folgenden Schnitten kombiniert. s Schmelzleiste.

$$\begin{array}{ccc} Jd3, & Pd2, & M1-3 \\ Jd3, Cd, & Pd3, & M1-3 \end{array}$$

vom morphologischen Gesichtspunkte aus zu derselben Dentitionsreihe wie die oben erwähnten sogenannten Milchzähne gehören; Ersatzzähne sind, wie ich oben gezeigt, wenigstens für einige als deutliche knospenförmige Schmelzkeime mit entsprechender mesodermaler Zellenverdichtung angelegt, aber nicht ausgebildet. Ich hebe besonders hervor, dass die sogenannten Molaren sich in völlig derselben Weise aus der Schmelzleiste entwickeln wie die vorhergehenden Milchzähne, und muss somit in Übereinstimmung mit RÖSE der älteren Auffassung von der Entstehungsart der Molaren entgegenreten.

Erinaceus europaeus hat also ein vollständiges Milchgebiss, wogegen die Ersatzzahnung weniger vollständig als bei den meisten anderen Placentaliern entwickelt ist.

Wenn wir die Ausdrücke Milch- und Ersatzzähne gegen die exakteren erste und zweite Dentition austauschen — im Übrigen behalte ich, um nicht durch Einführung neuer Termini die Auffassung zu erschweren, bis auf Weiteres die gebräuchlichen Bezeichnungen für die einzelnen Zähne bei —, so ist also das definitive,

persistirende Gebiss beim Igel aus Faktoren sowohl der ersten als der zweiten Dentition zusammengesetzt, und zwar in der Weise, wie die vorher (pag. 508) mitgetheilte Formel angiebt¹. Man hat somit zwischen ausfallenden und persistirenden Zähnen der ersten Dentition zu unterscheiden.

Außerdem ist, wie ich oben nachgewiesen, noch die Anlage eines Vorgängers (auf älterem Stadium zu einem Epithel-nest entartet) für einen Zahn der ersten Dentition oberer *Id3*) vorhanden, also eine Andeutung resp. Rest einer noch früheren Zahngeneration erhalten; es würde also, da auch bei anderen Zähnen Andeutungen solcher Anlagen vorkommen, beim Igel die erste und zweite Dentition, streng genommen, als zweite und dritte zu bezeichnen sein.

Die Entwicklungsmöglichkeit ist aber mit der zweiten Dentition noch nicht abgeschlossen; wenigstens habe ich lingualwärts von einigen der zweiten Dentition angehörenden Zähnen (*P3* und *P4*) ein freies Schmelzleistenende, somit die Möglichkeit einer dritten Dentition, gefunden. Dass in der That medialwärts vom oberen *P4* ein ausgebildeter Zahn auftreten kann, habe ich bei einem *Erinaceus micropus* konstatirt.

Durch die geringere Anzahl der Ersatzzähne bildet das Igelgebiss einen bedeutungsvollen Übergang zu demjenigen der Beuteltiere, wo die zweite Dentition nur durch einen entwickelten Zahn repräsentirt wird (s. unten).

Betreffs meiner an einem recht großen Materiale vorgenommenen Untersuchungen über erste und zweite Dentition bei den verschiedenen *Erinaceus*-arten, *Gymnura* und den fossilen *Erinaceidae* *Neogymnurus*, *Palaeoerinaceus*, *Erinaceus oeningensis* etc. muss ich auf meine ausführliche Arbeit verweisen, da ohne eine größere Anzahl Abbildungen die Darstellung im Auszuge kaum lesbar wäre. Doch möchte ich als ein bedeutsames Resultat der phylogenetischen Untersuchung hervorheben, dass das Gebiss der oben genannten fossilen Formen näher mit der ersten als der zweiten Dentition der modernen *Erinacei* übereinstimmt.

¹ Für die Berechtigung der den Prämolaren beigefügten Ordnungsnummern können nur vergleichend-anatomische Argumente angeführt werden.

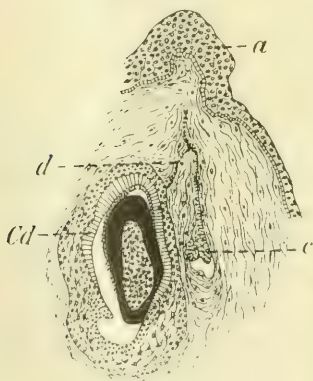
Sorex vulgaris.

Wenn ich auch bisher nur ein Stadium (nackter Embryo, 18 mm lang) auf Schnitten untersucht, kann ich doch mit völliger Sicherheit den Behauptungen von zwei verkalkten Dentitionen (OWEN, Odontology und TAUBER, l. c.) entgegentreten. Beim fraglichen Embryo waren die persistirenden Zähne theilweise schon verkalkt, und die Schmelzleiste schon bedeutend reducirt, ohne dass eine Spur von Vorgängern oder die geringste Aussicht auf das Auftreten verkalkter Nachfolger vorhanden war.

Felis catus dom.

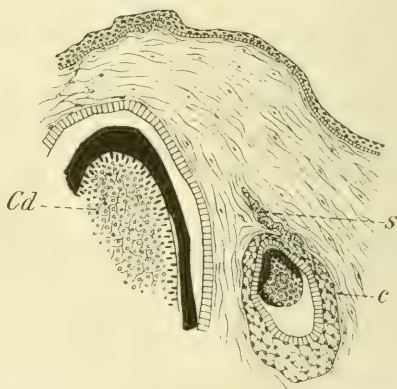
Der untere Eckzahn der zweiten Dentition (C) eilt allen übrigen Zähnen dieser Zahnreihe in der Entwicklung voraus. So steht er schon beim fast reifen Embryo auf dem Anfang des glockenförmigen Stadiums mit beginnender Schmelzpulpa, und hat die Schmelzleiste,

Fig. 19.



Katze, fast reifer Embryo. a Unterkiefer, d wie vorher.

Fig. 20.



Katze, 8 Tage alt. Unterkiefer. s Schmelzleiste.

an deren Ende er sich entwickelt, noch einen, wenn auch nur durch wenige Schnitte reichenden Zusammenhang mit dem Schmelzkeim des Cd bewahrt (Fig. 19 d). Dieser Befund bekräftigt zunächst die Richtigkeit der von KÖLLIKER (Entwicklungsgeschichte. II. Aufl. 1879) gegebenen Zeichnung, Fig. 502, welche sicherlich dieselben Zähne, aber bei einem etwas jüngeren Katzen-Embryo darstellt, und deshalb auch sowohl vollständigere Schmelzleiste als auch breiteren Zusammenhang zwischen letzterer und dem Schmelzkeime des Cd auf-

weist. Zugleich widerlegt dieser Befund die Behauptung BAUME'S (l. c. pag. 74), dass ein Verbindungsstrang des Milchzahnes mit dem bleibenden nicht auf dieser Entwicklungsstufe existiren sollte. Dass ein solcher Verbindungsstrang keineswegs immer bei allen Thieren oder bei allen Zähnen auf diesem Stadium der Zahnentwicklung (d. h. bei so weit vorgeschrittener Anlage des bleibenden Zahnes besteht, geht theils aus den Befunden bei *Erinaceus*, theils aus dem Verhalten bei den Prämolaren hervor, wo kein Zusammenhang zwischen dem glockenförmigen Schmelzkeim des *Pm* und des entsprechenden *Pd* vorhanden ist. Bei der acht Tage alten Katze sind schon die Hartgebilde an *C* weit entwickelt; dieser steht aber noch immer mit der dicken Schmelzleiste in Verbindung (Fig. 20).

Auch über die Beschaffenheit des *M1* geben die vorliegenden Schnitte nicht misszuverstehende Aufschlüsse. Am hinteren Ende des *Pd4* verkürzt sich die Schmelzleiste, so dass dieselbe oberflächlich von ihm zu liegen kommt; zugleich verdickt sie sich und es entsteht unter zahlreichen, mehr oder weniger unregelmäßigen Wucherungen an ihrem unteren und medialen Ende eine knospenförmige Verdickung, scharf abgesetzt beim acht Tage alten Thiere. Die lateralwärts von der Schmelzleiste ausgehenden Stränge stehen mit dem Schmelzkeime des *M1*, an welchem schon Hartgebilde entwickelt sind, in Verbindung. Das tiefe angeschwollene Ende der Schmelzleiste erhält sich frei neben dem vorderen Theile des *M1*. Es lässt sich nicht verkennen, dass die Schmelzleiste medialwärts vom *M1* sich wesentlich so verhält wie neben den Prämolaren der ersten Dentition, und dass wir es somit hier mit einer wenigstens gewöhnlich nicht zur Ausbildung kommenden knospenförmigen Anlage eines Schmelzkeims einer zweiten Dentition zu thun haben.

Marsupialia.

Ich bemerke zunächst, dass ich das von KÜKENTHAL l. c.) durch Untersuchung einer Serie von einer *Didelphys*-Art gewonnene Resultat, dass auf einem gewissen Entwicklungsstadium neben den Anlagen der persistirenden Zähne noch Anlagen von entsprechenden Ersatzzähnen auftreten, nicht nur für *Didelphys marsupialis* bestätigen, sondern auch als für die vier anderen von mir untersuchten Beuteltiere (s. oben pag. 506) gültig erweitern kann. Mit KÜKENTHAL betrachte ich desshalb auch, der bisherigen Auffassung entgegen, das persistirende Gebiss, mit Ausnahme des dritten Prämolars,

bei den Beuteltieren als der ersten, nicht der zweiten Dentition der placentalen Säugethiere entsprechend.

Was zunächst die in den meisten (sechs) Stadien untersuchte *Didelphys marsupialis* betrifft, so — und dies gilt auch für die anderen Formen — werden alle Schmelzkeime unmittelbar unter dem Mundhöhlenepithel angelegt, so dass sich die Schmelzleiste fast völlig in den Schmelzkeim umgewandelt hat. Beim 25 mm langen Jungen finde ich, dass lingualwärts sämtlichen Zähnen vor *M2*¹, an denen bei der Mehrzahl bereits Hartgebilde entwickelt sind, knospenförmige Schmelzkeime für eine zweite Dentition — auch bei *Pd2*, wo KÜKENTHAL keinen Schmelzkeim gefunden hat — vorhanden sind; auf diesem Stadium unterscheidet der sich später zum Ersatzzahn (*P3*) ausbildende Schmelzkeim nur durch etwas bedeutendere Größe von den übrigen. Ferner erhellt aus meinen Befunden, dass in den jüngeren Stadien, wo die Zähne der ersten Dentition noch nicht an einander stehen, die besagten Schmelzkeime der zweiten Dentition vor den entsprechenden Zähnen der ersten sich entwickeln, in welchem Punkte ich von KÜKENTHAL abweiche, welcher die fraglichen Anlagen als »aus dem Halse des Schmelzorgans« entspringend angiebt. Erst beim 46 mm langen Thiere tritt (im Unterkiefer) die Reduktion der Schmelzleiste ein — natürlich mit Ausnahme derjenigen neben *Pd3*; auf diesem Stadium finde ich auch einen knospenförmigen Schmelzkeim neben *M2*. Beim 85 mm langen Thiere sind neben dem *Jd*, *Cd*, *Pd1* und *Jd2* nur noch schwache, unzusammenhängende Stränge vorhanden, wogegen die betreffenden Schmelzkeime sich neben *Jd1*, *Pd1* und 2 viel vollständiger erhalten haben. Es ist diese Permanenz der Schmelzkeime der zweiten Dentition um so bemerkenswerther, als die betreffenden Zähne der ersten Dentition dem Durchbruch nahe sind, und desshalb für die Beherbergung der Schmelzkeime nur ein schmales Bindegewebelager zwischen dem Zahne und dem Mundhöhlenepithel vorhanden ist. Alle Schmelzkeime der zweiten Dentition werden resorbirt, bevor sie das kappenförmige Stadium erreicht haben.

Es verdient bemerkt zu werden, dass beim 25 mm langen Thiere die Schmelzleiste, welche fast vollständig erhalten ist, da, wo sich der Schmelzkeim des *P3* an seinem Ende entwickelt, den Zusam-

¹ Die hier angewandte Bezeichnung der Ordnungsfolge der Zähne ist vollkommen konventionell und macht keinen Anspruch darauf, Homologien auszudrücken.

menhang mit dem Mundhöhlenepithel bewahrt hat, während dies in dem vor dieser Stelle liegenden Theil des Kiefers nicht mehr der Fall ist. Wir sind jedenfalls berechtigt, diese Thatsache mit der Entwicklungstüchtigkeit des Schmelzkeims für $P3$ im Gegensatze zu den anderen sich wieder rückbildenden Keimen in Zusammenhang zu bringen. Von $M1$ und dessen Verhalten zur Schmelzleiste erhält man auf Frontalschnitten dieselben Bilder wie bei dem eben so bezeichneten Zahne von *Erinaceus* (vgl. Fig. 4, 5).

Obgleich ich das Verhalten im Oberkiefer nicht untersucht habe — auf meinen schon vor mehreren Jahren angefertigten Schnittserien sind die Anlagen der letzten Molaren nicht repräsentirt —, kam ich doch mit Hinsicht auf die Befunde im Unterkiefer behaupten, dass der von KÜKENTHAL (l. c.) in Fig. 8 abgebildete und als Ersatzzahnanlage des oberen $M2$ gedeutete Schmelzkeim ganz entschieden nicht die Anlage eines Ersatzzahnes, sondern vielmehr diejenige des $M3$ ist. Der von KÜKENTHAL zu Gunsten seiner Auffassung hervorgehobene Umstand, dass das Gebilde »nicht hinter der großen Anlage des $M2$, sondern seitlich von ihm, weit nach innen gerückt«, liegt, gilt nämlich vollkommen von der unbestreitbaren und völlig übereinstimmend gestalteten Anlage des unteren $M3$ beim 85 mm langen Thiere. Auch bei *Erinaceus* entsteht $M3$ in derselben Weise (s. oben pag. 514 und Fig. 13).

Das untersuchte Stadium von *Perameles nasuta* stimmt ganz mit dem entsprechenden bei *Didelphys* überein. Da der bisher nur an einem Unterkiefer untersuchte *Myrmecobius* stark abweichende Befunde ergeben hat, verschiebe ich die Darstellung derselben bis nach Musterung von mehr Material.

Aus der Untersuchung des jüngsten Stadiums von *Trichosurus vulpecula* (Marsupium-Junges von 44 mm Körperlänge) ergibt sich zunächst die Thatsache, dass die Schmelzleiste sowohl oben als unten in der ganzen Kieferlänge erhalten ist. Damit hängt auch der Umstand zusammen, dass, während beim erwachsenen Thiere die gewöhnliche Formel der Prämolaren $\frac{1 \cdot 3}{3}$ ist, haben sich beim jungen Thiere die rudimentären resp. rückgebildeten Anlagen auch zu den aller übrigen bei den Beuteltieren überhaupt vorkommenden Prämolaren, nämlich auch zu $P, \frac{2}{1 \cdot 2}$ erhalten. Die bei vorliegender Art eingetretene Rückbildung in der Anzahl der Prämolaren ist also noch ontogenetisch nach-

weisbar; die fraglichen Zähne treten, wenn auch rückgebildet, im verkalkten Zustande bei den dem *Trichosurus* nahe stehenden Formen auf.

Neben den glockenförmigen Schmelzkeimen der persistirenden Zähne sind auch hier knospenförmige Schmelzkeime zweiter Dentition vorhanden; neben dem oberen *M2* auf kappenförmigem Stadium findet sich ein freies Schmelzleistenende.

TAUBER¹ machte 1872 die für die Auffassung der Zahnhomologien bei den Beutelhieren bemerkenswerthe Mittheilung, dass er bei einem Exemplar dieser Art einen verkalkten Vorgänger auch des vierten Backenzahnes gefunden habe. Von einer Anlage, welche sich zu den von TAUBER beschriebenen *Pd4* entwickeln könnte, habe ich nicht das geringste wahrnehmen können; auch bei zwei anderen jugendlichen *Phalangerinen* (ein *Trichosurus vulpecula* und eine *Phalangista* sp.) habe ich vergebens nach diesen Zähnen gesucht.

Bei einem 65 mm langen *Phascolaretus cinereus*, bei welcher Art vor Kurzem erst von O. THOMAS² ein verkalkter *Pd3* nachgewiesen worden ist, ist die Schmelzleiste mit besonders zahlreichen, anscheinend unregelmäßigen Seitensprossen versehen, in ganz derselben Weise, wie sie wiederholt beim Menschen beschrieben worden sind. Knospenförmige Schmelzkeime einer zweiten Dentition sind auch bei dieser Form angetroffen worden. Eben so wie bei *Erinaceus* habe ich auch hier bei einem Zahne der zweiten Dentition ein freies Schmelzleistenende mit schwacher Anschwellung gefunden. Der Zusammenhang der Schmelzleiste mit sowohl *Pd3* als *P3* (auf demselben Frontalschnitte sichtbar) ist desshalb besonders bemerkenswerth, weil sonst (Igel, Katze, Mensch etc.) bei so weit gediehener Ausbildung des Ersatzzahnes — *P3* steht auf dem glockenförmigen Stadium — die Verbindung der Schmelzleiste mit dem »Milchzahn« in derselben Frontalebene nicht angetroffen wird, was hier als eine Ergänzung zum oben (pag. 520) beschriebenen Verhalten des *Cd* und *C* bei der Katze erwähnt wird.

Nach den hier kurz mitgetheilten Untersuchungsergebnissen kann es keinem Zweifel unterliegen, dass die zweite Dentition hauptsächlich durch knospenförmige, theilweise von verdichtetem Bindegewebe umgebene Schmelzkeime, welche

¹ Naturhistorisk Tidskrift. Bd. VIII.

² Proceed. Zool. Soc. London 1887.

auf dem geeigneten Entwicklungsstadium neben allen persistirenden Zähnen vor $M3^1$ vorhanden sind, bei allen bisher untersuchten Beutelhieren vertreten ist: von allen diesen Schmelzkeimen entwickelt sich aber nur einer $P3$ zum funktionirenden Zahn. Desshalb entsprechen denn auch, wie schon erwähnt, die persistirenden Zähne der Beutelhieren — natürlich mit Ausnahme des $P3$ — der ersten Dentition der placentalen Säugethiere.

Zwei principiell wichtige Fragen drängen sich uns hier auf, nämlich 1) wesshalb entwickelt sich von den Anlagen der zweiten Dentition nur $P3$? und 2) befindet sich die zweite Dentition in regressiver oder progressiver Entwicklung, oder mit anderen Worten: sind die vorhandenen knospenförmigen Schmelzkeime Reste einer geschwundenen, einstmals mehr ausgebildeten zweiten Dentition, von welcher heute nur noch der $P3$ zur vollen Entwicklung gelangt, oder sind sie Anfänge zu einer solchen, welche bei günstiger Gelegenheit resp. bei Bedarf fähig sind, sich zu einer solchen zu entwickeln?

Der ersten Frage habe ich bisher keine specielle Untersuchung widmen können: doch dürfte man durch folgende Überlegung der Lösung derselben wenigstens nahe kommen. Da das Auftreten nur eines funktionirenden Ersatzzahnes für alle Beutelhieren, wo überhaupt entwickelte Ersatzzähne bisher bekannt sind, charakteristisch ist, muss dieser Umstand selbstverständlich auch von etwas allen Beutelhieren Gemeinsamem bedingt sein. So weit unsere heutige Kenntniss reicht, kann dieses Gemeinsame nur in dem Vorkommen des Saugmundes, welcher, wie ich früher² nachgewiesen, erst im Anfange der extra-uterinen Entwicklung entsteht, liegen. Die Annahme scheint mir nahe zu liegen, dass das Zustandekommen des Saugmundes, dieses für die Brutpflege der Beutler so wichtigen Organs, die Ausbildung des vorderen Theiles der zweiten Dentition gehemmt hat³.

¹ Da ich keine älteren Stadien auf Schnitten untersucht, kann ich über die spätere Entwicklung der $M3$ und 4 nichts Näheres aussagen. Principiell verhalten sie sich jedenfalls wie die vorhergehenden, während aus Mangel an Platz die Schmelzleiste aller Wahrscheinlichkeit nach früh zu Grunde geht.

² Verhandlungen des biologischen Vereins zu Stockholm. Bd. II. 1890.

³ Nachdem Obiges bereits niedergeschrieben war, erhielt ich durch die Güte des Verfassers mir zugesandt: KÜKENTHAL. Über die Entstehung und Entwicklung des Säugethierstammes. Biol. Centralblatt. 1872, in welcher Arbeit KÜKENTHAL die Ansicht ausspricht, dass bei den Beutelhieren die zweite

Hiermit sind wir bei der zweiten Frage angelangt. Wenn ich auch keineswegs die Schwierigkeit verkenne, welche die Annahme der zweiten Alternative mit Rücksicht auf das Zustandekommen solcher, in ihrem ersten Entwicklungsstadium anscheinend nutzloser Bildungen bereitet, sprechen dennoch folgende Umstände zu Gunsten dieser Alternative. Zunächst erhalten sich bei den Beutelthieren meist die Schmelzkeime der zweiten Dentition länger als die Schmelzleiste, also ganz wie bei einer Anlage, aus der ein Zahn sich wirklich entwickelt: hätte der Schmelzkeim alle Bedeutung verloren, so wäre schwer einzusehen, wesshalb er sich länger als sein Mutterboden, die Schmelzleiste, erhalten sollte. Aber noch bedeutungsvoller ist der Umstand, dass der Schmelzkeim sich so auffallend lange erhalten kann, wie neben dem fast völlig ausgebildeten *Jd1*, bei welchem von embryonalen Gebilden nur noch das innere Schmelzepithel, auch dieses schon sehr stark reducirt, übrig ist. Falls wirklich jemals eine zweite Dentition ausgebildet gewesen, wäre es kaum zu erklären, wesshalb hier, wo durchaus keine Ursache zu einer Reduktion oder retrograden Entwicklung des Zahnsystems vorliegt und faktisch auch keine eintritt, die zweite und nicht eher die erste, im Allgemeinen schwächere Dentition unterdrückt worden wäre — etwas, das ja auch nach dem Princip der Abkürzung der Entwicklung zu erwarten gewesen wäre.

Mit diesen Thatsachen ist die folgende in Zusammenhang zu bringen. Bei dem Jura-Beutler *Triconodon serrula* ganz entschieden, und wahrscheinlich bei allen Polyprotodonten der Purbeck-Schichten, hat nur der dem *Pd4* entsprechende Zahn einen entwickelten Nachfolger, also ging schon in jener Periode der Zahnwechsel ganz in derselben Weise wie bei den heutigen Beutelthieren vor sich. Wollte man nun annehmen, dass die Vorfahren der Jura-Säuger eine vollständige zweite Dentition besessen, diese aber vor der Juraperiode bis auf *P3* unterdrückt worden wäre, so würde daraus folgen, dass die Anlagen der verloren gegangenen Zähne sich seit jener Zeit immer wieder vollkommen nutzlos als rudimentäre Organe entwickeln und sich, wie oben nachgewiesen, in einer ontogenetisch so vorge-

Dentition desshalb nicht erscheint, weil die Zähne der ersten sich hoch specialisirt haben«. Diese Erklärung dürfte jedoch schon aus dem Grunde das Rechte nicht getroffen haben, als dann ja auch bei allen höheren Placentaliern mit hoch specialisirtem Gebiss die zweite Dentition nicht erscheinen sollte. Wie wir weiter sehen werden, wird die Reduktion der ersten Dentition durch andere Faktoren bedingt.

schrrittenen Ausbildungsperiode noch erhalten — eine Annahme, welche jedenfalls auf Wahrscheinlichkeit keinen Anspruch machen kann.

Bis auf Weiteres muss ich desshalb annehmen, dass eine vollständige zweite Dentition bei den Beutelhieren nie existirt hat.

Edentata.

Bei dem jüngsten untersuchten Stadium von *Tatusia peba* Embryo von 46 mm Körperlänge. — bekanntlich ist bei dieser Gattung ein Zahnwechsel konstatirt — wo die Schmelzkeime auf dem kappenförmigen Stadium stehen, ist der oberflächliche Theil der Schmelzleiste sehr schwach entwickelt und steht dieselbe in keinem Zusammenhange mit dem Mundhöhlenepithel. Als besonders bemerkenswerth hebe ich die große Anzahl der Zahnanlagen auf diesem Stadium hervor: dieselbe erhebt sich nämlich auf fünfzehn. Es werden somit embryonal mehr Zähne angelegt als später zur Verkalkung kommen (Maximum 13). Auf dem nächsten Stadium (*T. hybrida*, 48 mm Körperlänge) ist schon keine zusammenhängende Schmelzleiste mehr vorhanden, sondern ist diese nur neben den Schmelzkeimen vorhanden und eben so wie diese vom gut markirten Zahnsack umgeben, während die Schmelzkeime hier das glockenförmige Stadium mit gut ausgebildeter Schmelzpulpa, welche letztere die bisherigen Untersuchter¹ bei *Tatusia* nicht angetroffen, erreicht haben: die Zellen des inneren Schmelzepithels, welche auf dem vorigen Stadium noch die charakteristisch cylindrische Form haben, sind hier rundlich, denjenigen des äußeren Schmelzepithels ähnlich, somit ganz abweichend von der sonst allgemein verbreiteten Form. Auf letztgenanntem Stadium erkennt man auch, dass das Gebiss der *Tatusia* — und dies gilt wohl auch von anderen Dasypodiden — keineswegs völlig homodont ist, wie meist angenommen wird, sondern dass nur der erste und achte Zahn einfach kegelförmig sind, während die Krone der dazwischen liegenden Zähne — ich spreche nur von der ersten Dentition — mit einem medialen höheren und einem lateralen niedrigeren Tuberkel versehen ist. — Erst beim 78 mm langen Embryo von *Tatusia peba*, wo bereits

¹ TOMES (Quarterly Journal of Microsc. Science. No. 53. 1874) und POUCHET et CHABRY, l. c.

eine große Dentinkappe ausgebildet und vom Schmelzkeim nur das innere Epithel noch erhalten ist, werden durch schwache Verdickung des tiefen Endes der Schmelzleiste neben den Zahnanlagen die knospenförmigen Schmelzorgane der zweiten Dentition angedeutet. Eine Verbindung der Zahnanlagen, wie sie TOMES (l. c. Pl. 2 Fig. 4) abbildet, habe ich auf keinem Stadium gefunden.

Bei den beiden *Bradypus*-Embryonen (resp. 43 und 96 mm lang)¹ fand ich statt einer ausgebildeten Schmelzleiste nur ein winziges Epithelband zwischen den Zahnanlagen, obgleich bei dem jüngsten Embryo an letzteren noch kein Dentin entwickelt war. Der ganze Schmelzkeim macht im Verhältnis zum Zahnbeinkeim den Eindruck des Reducirtseins und entbehrt der Schmelzpulpa. Nach diesen Befunden ist es ausgemacht, dass ein Zahnwechsel bei *Bradypus* nicht stattfindet.

P. GERVAIS² hat bei einem *Cyclothurus didactylus* nachzuweisen versucht, dass im zeitigen Alter Zähne vorhanden sind. Ich habe Unterkiefer zweier nackter Embryonen von *Myrmecophaga tridactyla* und *Manis tricuspis* von resp. 70 und 40 mm Scheitel-Steißlänge auf Schnitten untersucht, ohne auch nur eine Spur von Zahnleiste oder Zahnanlagen entdecken zu können.

Nach meinen Untersuchungen von Embryonen der *Phocaena communis* kann ich KÜKENTHAL'S³ an viel reicherm Material erlangten schönen Beobachtungen, dass lingualwärts von den persistirenden Zähnen Anlagen einer nie zu voller Ausbildung kommenden zweiten Dentition vorkommen, nur bestätigen. Doch sah ich die fraglichen Schmelzkeime nie das knospenförmige Stadium überschreiten, während KÜKENTHAL bei ihnen eine »Schmelzkappe und Andeutungen der darin befindlichen charakteristischen Schmelzpulpa« gefunden hat. Die Thatsache steht somit fest, dass das persistirende Gebiss der Zahnwale (aller?) eben so wie dasjenige der Beutelthiere der ersten Dentition der übrigen Placentallier entspricht.

Über die anderen von mir untersuchten Formen werde ich in meiner ausführlichen Arbeit berichten.

¹ *Bradypus* ist bisher nur von POUCHET et CHABRY (l. c.), und zwar an bedeutend größeren Exemplaren, mikroskopisch untersucht worden.

² Zoologie et Paléontologie générales.

³ Jenaische Zeitschrift für Naturwissenschaft. Bd. XXVI. 1892.

Suchen wir auf Grund der vorliegenden Untersuchungen eine Vorstellung von den

Allgemeinen Beziehungen zwischen erster und zweiter Dentition

bei den Säugern zu gewinnen, so ergibt sich in Kürze etwa Folgendes.

Den älteren Angaben entgegen entstehen die Zähne der zweiten Dentition (die »Ersatzzähne«), wie BAUME zuerst betont hat, nicht als Abkömmlinge derjenigen der ersten (der »Milchzähne«), sondern entwickeln sich lingualwärts von diesen direkt aus der Schmelzleiste. Dagegen beruht BAUME's Behauptung, dass die Keime der Zähne der zweiten Dentition sich aus den noch übrig gebliebenen Resten der Schmelzleiste nahe unter dem »Zahnfleisch« entwickeln, auf einer Verwechslung der wirklich entwicklungsfähigen Anlagen mit einem nicht zur Entwicklung kommenden Schmelzkeim (vgl. oben pag. 512).

Die erste Bedingung für die Entstehung des Ersatzzahnes ist die Abschnürung des der ersten Dentition angehörenden Schmelzkeims von der Schmelzleiste, wodurch lingualwärts von besagtem Schmelzkeime das tiefe Ende der Schmelzleiste frei (als »Knospe«, »Sprosse« auf dem Frontalschnitt) hervorragt. Das freie Schmelzleistenende als solches, welches wohl meist am Anfange des glockenförmigen Stadiums erscheint, ist, wie noch oft genug geschieht, nicht als identisch mit einem Schmelzkeime resp. einer Zahnanlage aufzufassen: aus demselben geht nämlich eben so wenig unbedingt ein Schmelzkeim hervor, wie sich aus der durch die Schmelzleiste hervorgerufenen Verdichtung der Mesodermzellen ausnahmslos ein Zahnkeim entwickelt (hierüber s. unten). An und für sich ist das Auftreten des besagten Leistenendes also nichts Anderes als der Anfang der Emancipation des Schmelzkeims von der Schmelzleiste, wenn wir auch eo ipso diesen Process als die Voraussetzung für das Entstehen eines neuen Zahnes resp. einer neuen Zahngeneration ansehen müssen: verdickt sich dieses Leistenende durch Zellenwucherung, so geht aus demselben der knospenförmige Schmelzkeim hervor.

Es besteht zwischen den entsprechenden Zähnen der ersten und zweiten Dentition allerdings ein Connex: dieser beruht aber nicht, wie früher meist angenommen, darauf, dass der eine der Abkömmling des anderen sein sollte, sondern einfach darauf, dass die einander entsprechenden Zähne auf etwa derselben Stelle im Kiefer und somit unter denselben oder ähnlichen mechanischen Einflüssen entstehen

und sich ausbilden. Die Unabhängigkeit des einzelnen »Milchzahnes« vom entsprechenden »Ersatzzahn« erhellt gut aus solchen Fällen, wo »Milch«- und »Ersatzzähne« verschiedene Funktionen haben, wie dies der Fall bei den Fledermäusen ist¹. Auch darin offenbart sich diese Unabhängigkeit, dass die Anzahl der verkalkten Milchbackenzähne bei allen Vespertiliones konstant $\frac{2}{2}$ beträgt, während die Anzahl der Prämolaren wechselt: Vespertilio $\frac{3}{3}$, Vesperugo $\frac{2}{2}$ und Vesperus $\frac{1}{2}$.

KÜKENTHAL beantwortet die Frage, welche von den beiden Dentitionen der Säugethiere die ältere sei, dahin, dass beide Dentitionen in ihrer Anlage gleichwerthig seien². Dem gegenüber ist aber zu bemerken:

1) dass bei Amphibien und Reptilien eben sowohl wie bei Säugethiern die innerste Zahnreihe, wie die Entwicklungsgeschichte lehrt, stets die jüngste ist; und da nun bei allen Säugern die Anlagen der zweiten Dentition stets nach innen von den fungirenden Zähnen der ersten entstehen, muss selbstverständlich die zweite Dentition die jüngere von den beiden sein, und folgen somit die

¹ Vergleiche meine Arbeiten in Lunds Universitets Årsskrift, Bd. XII (1875) und XIV 1877—1878, sowie einen Auszug im Archiv für Naturgeschichte, 1877. Bekanntlich sind die Milchzähne bei den Fledermäusen klein, oft stark reducirt und fallen früh aus. Während bei allen übrigen Säugethiern der allgemeine Charakter der »Milchzähne« in den Ersatzzähnen wiederkehrt, ist dies bei den fraglichen Thieren nicht der Fall. Das persistirende Gebiss ist nämlich ausgeprägt »heterodont«, während das »Milchgebiss« sich dem »homodonten« Stadium nähert. Doch muss ich meine früher ausgesprochene Auffassung dahin korrigiren, dass es sich hier bei dem annähernd homodonten Charakter des Milchgebisses nicht, wie ich damals annahm, um etwas Primitives handelt. Ich finde nämlich bei einer vergleichenden Prüfung einer größeren Artenreihe, dass eine Reduktion der »Milchzähne« nicht zu verkennen ist, wie ich in meiner ausführlichen Publikation des Näheren nachweisen werde. Und würden die Milchzähne jedenfalls zu Grunde gegangen sein, wenn sie sich nicht einer anderen, den Zähnen ursprünglich fremden Funktion angepasst hätten: das Junge hält sich mittels derselben an den Zitzen der Mutter fest, was jedenfalls für Flatterthiere von wesentlicher Bedeutung ist. Zu einem solchen Gebrauche eignen sich nämlich die Milchzähne mit ihren scharfen, lingualwärts gekrümmten Spitzen sehr gut, wie schon TOMES für die Milchzähne bei Desmodus annimmt. Es liegt also hier einer jener interessanten Fälle vor, wo ein Organ sich durch Funktionswechsel und durch eine von diesem bedingte Anpassung sich vom völligen Untergange rettet.

² Jenaische Zeitschrift für Naturwissenschaft. Bd. XXVI.

beiden Dentitionen der Säugethiere zeitlich auf einander wie zwei Zahnserien der Amphibien oder Reptilien;

2) dass bei den Aplacentaliern vornehmlich nur die erste Dentition ausgebildet ist, ohne dass, wie ich oben nachzuweisen gesucht habe, die Abwesenheit der zweiten als eine Reduktionserscheinung anzusehen ist;

3) dass — wie mich die Untersuchung fossiler Erinaceiden gelehrt hat, und wie auch mehrere andere Befunde beweisen — sich geologisch ältere Zahnformen in der ersten Dentition erhalten können, während die entsprechenden Zähne der zweiten Dentition abgeändert sind.

Aus diesen Thatsachen erhellt aber, dass die erste Dentition die sowohl onto- als phylogenetisch ältere ist.

Der Entwicklungsmodus bei allen von mir untersuchten Thieren beweist ganz entschieden, dass die Molaren morphologisch der ersten Dentition und nicht der zweiten, wie allgemein angenommen, zugehören. Die Molaren sind »Milchzähne« ohne Nachfolger¹. Dass die Molaren nicht ersetzt werden, kann durch ihr späteres Auftreten und ihre größere Komplikation, wodurch sie den Anforderungen des erwachsenen Thieres vollständiger angepasst sind, erklärt werden. Dass der hinterste sog. Milchbackenzahn meist größere Übereinstimmung mit den Molaren als mit dem entsprechenden Ersatzzahn hat, möchte ich nicht als direkten Beweis für die Zusammengehörigkeit besagter Zähne anführen, da diese Übereinstimmung, wie bereits WINGE (l. c.) hervorgehoben, eher dadurch veranlasst werden kann, dass der letzte Milchzahn eine Zeit lang eine dem ersten Molaren ähnliche Funktion auszuführen hat.

Nach obigen Darlegungen ist es klar, dass das »Ersatzgebiss« nicht identisch mit »persistirendem Gebiss« ist, da in dem persistirenden Gebiss stets Elemente der ersten Dentition, die Molaren, eingehen, abgesehen davon, dass auch, wie bei Erinaceus, eine wechselnde Anzahl der vorübergehenden Zähne der ersten Dentition angehören kann.

Wir können also folgende Etappen der Gebissentwicklung bei den Säugethieren unterscheiden:

¹ Wollen wir in der Zahnformel auch ferner eine besondere Bezeichnung für die Molaren haben, so muss das bisher gebräuchliche *M* gegen *Id* vertauscht werden, um ihre Zugehörigkeit zur ersten Dentition *Id*, *Cl*, *Pd* zu markiren.

- 1) das persistirende Gebiss besteht aus lauter Zähnen erster Dentition (Odontoceti)¹;
- 2) das persistirende Gebiss besteht aus Zähnen erster Dentition bis auf *P3* (Marsupialia);
- 3) das persistirende Gebiss besteht aus den Molaren der ersten Dentition, während Schneide-, Eck- und Prämolaren theils der ersten, theils der zweiten Dentition angehören (Erinaceus):
- 4) das persistirende Gebiss besteht außer den Molaren nur aus Elementen der zweiten Dentition (höhere Säugethiere).

Bekanntlich ist im persistirenden Gebiss die erste Dentition bei *Tatusia* und wohl auch bei *Phoca*, *Halichoerus* etc. nur durch den letzten Backenzahn vertreten, wenn auch wenigstens bei den letztgenannten keine primitiven Verhältnisse vorliegen.

Nebenbei bemerke ich, dass man einen doppelten »Monophyodontismus« bei den Säugethiern² zu unterscheiden hat. Während nämlich bei Cetacea und einzelnen Marsupialia der Monophyodontismus durch das Fehlen der zweiten Dentition zu Stande kommt, wird der Monophyodontismus einzelner Fledermäuse, sowie derjenige, welcher sich bei den Pinnipedia vorbereitet, dadurch veranlasst, dass die erste Dentition bis auf die Molaren verschwunden ist. Meine Untersuchungen berechtigen ganz allgemein zu dem Schlusssatze, dass der Monophyodontismus bei den niederen Thieren durch das Fehlen (Nichterscheinen) der zweiten, derjenige der höheren Formen durch die Unterdrückung der ersten Dentition hervorgerufen ist. Während bei den höheren Säugern der Monophyodontismus stets durch regressive Entwicklung in Erscheinung tritt, so ist dies, wie ich nachzuweisen versucht, wenigstens nicht immer (Marsupialia) bei den niederen der Fall.

Jedenfalls verliert die Anschauung, nach welcher das »Milchgebiss« eine neue Zuthat ist und welche sich hierbei vornehmlich auf die Verhältnisse bei den Beuteltieren stützt, durch die nun vorliegenden Befunde jede Berechtigung. Im Gegentheil scheint mir einstweilen mehr für die Auffassung zu sprechen, dass die zweite

¹ Womit ich bis auf Weiteres es dahin gestellt sein lasse, ob bei Odontoceti und Erinaceus die Konstitution des persistirenden Gebisses durch progressive oder regressive Entwicklung entstanden ist.

² Der Monophyodontismus ist jetzt als das Auftreten nur einer Reihe verkalkter Zähne zu präcisiren.

Dentition, die Ersatzzähne, etwas erst von den Säugethieren allmählich Erworbenes ist¹.

Wenn ich oben nachgewiesen habe, dass die zweite Dentition die erste nicht völlig zu verdrängen braucht, sondern dass sie theilweise zusammen im persistirenden Gebiss auftreten, so stehe ich deshalb nicht auf BAUME'S Standpunkt, welcher bekanntlich gegen die Annahme der zwei Dentitionen auftritt. Ich habe schon zu wiederholten Malen Gelegenheit gehabt, mich gegen die von BAUME angeführten Argumente auszusprechen (s. oben pag. 532 und Anmerkung 2). Die Dentitionen können in mehr oder weniger geschlossener Reihe und mehr oder weniger gleichzeitig auftreten — immer haben wir denselben Vorgang bei Säugern wie bei Amphibien und Reptilien: auf einander folgende Zahngenerationen.

Außer den zwei funktionirenden Dentitionen haben wir oben (pag. 519 und 524) bei Erinaceus und Phaseolaretus die Möglichkeit einer dritten Dentition in dem Vorhandensein eines freien Schmelzleistenendes lingualwärts von Zähnen der zweiten Dentition konstatiert. Dieses Verhalten bildet überhaupt die nothwendige Voraussetzung einer dritten Dentition, welche selten durch eine vollständige, lingualwärts von der schon vorhandenen zweiten Dentition und den Molaren gelegene Zahnreihe², öfters durch vereinzelte Zähne — eine Anzahl solcher Fälle sind in der Litteratur, besonders der zahnärztlichen, verzeichnet — repräsentirt wird. Allerdings ist die Entscheidung, ob später auftretende Zähne normal vorkommende, welche über die gewöhnliche Zeit im Kiefer zurückgehalten werden, oder neu angelegte sind, in manchen Fällen sehr schwierig. Jedenfalls

¹ Nach dem bisherigen Standpunkte war es eine schwer zu erklärende Erscheinung, dass die höheren Säuger ein gut ausgebildetes »Milchgebiss« haben, während sich die älteren und weniger differenzirten (Marsupialia, Insectivora, Edentata durch reducirtes Milchgebiss oder durch gänzliches Fehlen eines solchen auszeichnen sollten. Aus diesem Umstande zieht BAUME den Schlussatz, dass die Milchbezaehlung im Laufe der Phylogenese mehr und mehr in den Fötalzustand zurückgedrängt wird, um zuletzt ganz aus der Ontogenese zu verschwinden, und dieses Ergebnis wiederum ist ihm ein Argument gegen die Annahme von zwei Dentitionen. Durch die nun gewonnene Einsicht, dass es das »Milchgebiss« ist, welches ganz (Odontoceti oder theilweise (Marsupialia, Erinaceus vorhanden ist, während die Ersatzzähne nicht oder in geringer Zahl vorhanden sind, ist diese Schwierigkeit aus dem Wege geräumt und die BAUME'sche Behauptung wird hinfällig.

² Ein solcher Fall wird neuerdings von RÖSE Archiv für mikr. Anatomie, Bd. XXXVIII. 1891. pag. 460 beim Menschen erwähnt: RÖSE erklärt das Zustandekommen desselben in derselben Weise wie ich.

darf man auf Grund des Verhaltens der Ersatzzähne zur Schmelzleiste nur die lingualwärts von diesen auftretenden Zähne als wirklich einer dritten Dentition angehörig betrachten — wie ich faktisch bei *Erinaceus* das freie, lingualwärts vom Ersatzzahne gelegene Schmelzleistenende und einmal den ausgebildeten Zahn an der zu erwartenden Stelle vorgefunden habe. Dass die zuweilen vorkommenden »überzähligen« Molaren dem oben (pag. 510, von mir beschriebenen und, wie es scheint, allgemein vorkommenden Abschnürungsprocess ihren Ursprung verdanken, liegt auf der Hand. Die Erhaltung der Schmelzleiste oberflächlich vom letzten, normal vorkommenden Molaren kann Anlass zu einem, hinter ihm auftretenden, überzähligen Zahn geben.

Wir haben aber ferner gesehen, dass bei *Erinaceus* — und dies ist ebenfalls bei *Didelphys* der Fall — auch labialwärts von den Milchzähnen stellenweise eine Leiste und neben einem Zahne sogar ein Schmelzkeim (s. oben pag. 515) von der Schmelzleiste abgeht, wodurch zum ersten Male unzweideutig die Existenz einer der ersten Dentition vorangegangenen, älteren Zahngeneration bewiesen wird. Jene Gebilde als »irrelevante Sprossen« zu bezeichnen, wie SCHWINK, der sie bei mehreren Thieren gesehen hat, thut, dagegen spricht schon die Konstanz ihres Vorkommens, ganz abgesehen davon, dass durch eine solche Bagatellisirung nichts erklärt wird.

Nicht nur der Schmelzkeim, sondern auch die Schmelzleiste ruft, wie auch BAUME beobachtet hat, auf denjenigen Punkten, wo sie eine bedeutendere Tiefe erlangt, eine Verdichtung der umgebenden Mesodermzellen hervor.

In Bezug auf den sog. Zahnwall und Zahnfurche bin ich bei *Erinaceus* im Wesentlichen zu denselben Resultaten gelangt wie RÖSE beim Menschen.

Auf dem jüngsten von mir untersuchten Igel-Embryo (16 mm lang) tritt im lateralen Theile des Kieferepithels eine Furche auf, welche mit Rücksicht auf ihre spätere Bedeutung als Lippenfurche bezeichnet werden kann. Beim 23 mm langen Igel-Embryo ist die Lippenfurche tiefer und mit Epithelzellen ausgefüllt. Die Entstehung des Vestibulum oris erfolgt neben dem Unterkiefer — im Oberkiefertheile geht sie in etwas anderer Weise vor sich — beim 38 mm langen Embryo durch Resorption der in der Mitte der Furche gelegenen Zellen. Wir können somit drei Stadien bei der Entstehung des Vestibulum oris unterscheiden: 1) Entstehung einer Furche un-

mittelbar nach außen vom Abgange der Schmelzleiste, gleichzeitig mit der ersten Anlage der Schmelzkeime: 2) Vertiefung und Ausfüllung dieser Furchen durch glasklare Epithelzellen: 3) Resorption dieser Zellen in der Mitte der Furchen.

Von der in den Hand- und Lehrbüchern beschriebenen sog. Zahnfurche und dem Zahnwall kommt beim jüngsten Igel-Embryo (16 mm lang, bei *Didelphys* und *Tatusia*, bei welchen allen schon die Schmelzkeime angelegt sind, nichts vor. Erst später (beim 23 mm langen Igel-Embryo) verdickt sich hinter der vordersten Zahnanlage das Kieferepithel allmählich und es kommt ein Zahnwall zu Stande aus großen, klaren Zellen — von derselben Beschaffenheit wie die die Lippenfurche ausfüllenden — bestehend; auch eine schwache Zahnfurche wird allmählich gebildet. Aber schon über der Anlage des *M1* schwinden Zahnwall und Zahnfurche wieder vollständig. — Aus meinen Untersuchungen geht hervor, dass Zahnwall und Zahnfurche in keiner Beziehung zur Zahnentstehung oder Zahnentwicklung stehen. Es lässt sich vielmehr nicht daran zweifeln, dass dieselben wesentlich nur für die Konfiguration der Mundhöhle während der zahnlosen Lebensperiode von Bedeutung sind. Es wird diese meine Auffassung auch durch die Thatsache gestützt, dass die Zellen des Zahnwalles von ganz derselben Beschaffenheit sind wie diejenigen einiger anderer Bildungen, welche auch nur für den Embryo oder für das junge Thier Bedeutung haben, nämlich die schon erwähnten Zellen der Lippenfurche, ferner diejenigen, welche die Verwachsung der beiden Augenlidränder beim Embryo bewirken, sowie auch diejenigen, welche bei der sekundären Verwachsung der Lippen zum Saugmund bei den Jungen der Beuteltiere auftreten¹.

An allen meinen Präparaten habe ich die Zahnanlagen stets völlig unabhängig von den Skelettheilen auftreten gesehen, und bestätige ich hiermit nur das Resultat, zu welchem alle unsere Untersucher gelangt sind. Es ist diese Thatsache deshalb besonders hervorzuheben, weil hieraus hervorgeht, dass die Stellung der Zähne, ob im Zwischen- oder Oberkiefer, von durchaus untergeordneter Bedeutung, in so fern sie nicht gleichzeitig differenten mechanischen Bedingungen ausgesetzt werden.

¹ Vgl. hierüber meinen Aufsatz in Verhandlungen des Biolog. Vereins in Stockholm. Bd. II. 1890.

Im Anschluss an die obigen ontogenetischen Untersuchungen lasse ich hier einige schon vor mehreren Jahren niedergeschriebene Beobachtungen über Ausbildung des Zahnsystems im Allgemeinen folgen.

Sobald das Zahnsystem außer der Funktion des Greifens und Festhaltens, welche jedenfalls die ursprüngliche Aufgabe und zugleich den ersten Akt des Ernährungsprocesses darstellt, sowie noch bei Amphibien, manchen (nicht allen) Fischen und Reptilien die einzige Leistung des Gebisses bildet, auch diejenige der Zerkleinerung der Beute (das Quetschen oder Kauen) sich aneignet, tritt eine Arbeitstheilung ein, welche wiederum eine Differenzirung der Form der Zähne zur Folge haben muss. Da die vorderen Zähne zunächst fortfahrend die ursprüngliche Funktion beibehalten, werden die hinteren Zähne, weil die Zerkleinerung der Nahrung am vollendetsten in unmittelbarer Nähe der Kiefermuskulatur bewerkstelligt werden kann, zuerst zu Kauwerkzeugen umgebildet. Dies kann selbstverständlich nur darin bestehen, dass die Reibfläche je nach der verschiedenen Art der Nahrung in verschiedener Weise sich vergrößert und differenzirt. Einen höheren Grad der Differenzirung erreichen die Kauzähne erst bei den Säugethieren. Hier rufen die ergiebigeren Kaubewegungen eine complicirtere Zahnkronenform hervor, und diese erheischt wiederum eine stärkere Befestigung des Zahnes: es treten statt der einen Wurzel, welche (mit vielleicht einer Ausnahme) alle Zähne der niederen Wirbelthiere charakterisirt, deren allmählich mehrere auf.

Aus diesen Erwägungen, deren Richtigkeit kaum angefochten werden dürfte, ergeben sich nachstehende Folgerungen:

1) Alle äußeren Einwirkungen greifen (mit seltenen Ausnahmefällen) in erster Instanz die Zahnkrone an. Die Differenzirung, die Komplikation der Krone ist desshalb das primäre Moment und zieht die Komplikation der Zahnwurzel nach sich.

2) Die Umbildung der einfachen Greifzähne in Kauzähne muss an einem Punkte der Zahnreihe erfolgen, wo die Kaumuskeln ihre größte Kraft entfalten. Von diesem Punkte aus erstreckt sich die Differenzirung der Zähne — und zwar zunächst der Kronen und dann der Wurzeln — verschieden weit nach vorn und nach hinten. Hieraus folgt aber auch,

3) dass, sobald Kaufunktionen vom Gebiss gefordert werden, eine vollkommen gleichartig gestaltete Kauzahnreihe als *primäres* Produkt der Differenzirung aus rein mechanischen Gründen undenk-

bar ist. Denn da die Funktion, welche die Zahnform bestimmt, an den verschiedenen Punkten der Zahnreihe nicht eine völlig gleichartige sein kann, weil die einzelnen Zähne unter dem Einflusse nicht völlig gleichartiger mechanischer Bedingungen stehen, so muss auch schon gleich bei der ersten Differenzirung einer Kauzahnreihe eine gewisse, wenn auch geringe Ungleichartigkeit in der Form der Kau- oder Backenzähne hervortreten, je nachdem diese weiter nach vorn oder hinten ihren Platz haben. Schon bei mehreren Reptilien ist eine solche Differenzirung in so fern eingeleitet, als die Backenzähne je nach ihrem verschiedenen Platze verschiedene Größe haben. Dass die Kauzahnreihe nicht dieselbe Komplikation wie bei den Säugern erreicht, könnte um so befremdender erscheinen, als die Greifzähne der Reptilien einen denen der Säuger gleichkommenden Grad der Differenzirung in Schneide- und Eckzähne oft in konstanter Zahl erreichen können (Theriodontia, Stellio u. a.). Die Wurzel kann merkbar vergrößert werden z. B. Iguanodon), zur Doppeltbildung kommt es (fast?) nie, obgleich wenigstens bei den Thekodonten kein mechanisches Hindernis hierfür vorhanden ist. Und da mehrere Reptilien ihre Nahrung wirklich zermalmen, so fehlt der mechanische Impuls zur Ausbildung einer dem Zerkleinerungsprocesse günstigeren Zahnform jedenfalls nicht. Dass diese unterbleibt, kann auch nicht in dem Mangel an Wechselwirkung zwischen oberen und unteren Zähnen gesucht werden, da bei manchen Sauriern dieselben dicht an einander stehen wie bei Säugethieren. Das für die höhere Ausbildung der Backenzähne bei den Säugethieren wichtigste, wenn auch vielleicht nicht einzige Moment ist jedenfalls das ihnen eigenthümliche Kiefergelenk und die complicirtere Kiefermuskulatur¹. Nun sind aber diese Organisationsverhältnisse von der Vorstellung auch des primitivsten Säugethieres nicht zu trennen, gehören vielmehr jedenfalls zu den wesentlichen Charakteren des Säugethieres. Da nun beim lebenden Thiere — denn doch nur für dieses und an diesem, nicht an einem Schema vollziehen sich die Differenzirungen —

¹ WINGE (Om Pattedyrenes Tandskifte især med Hensyn till Taedernes Former. Vidensk. Meddel. fra den naturhist. Foren. i Kjöbenhavn. 1882) erkennt ebenfalls in besagten Organisationsverhältnissen die Ursache für die höhere Ausbildung der Backenzähne bei den Säugethieren. Ich möchte bei dieser Gelegenheit die Aufmerksamkeit der Fachgenossen auf die eben citirte kleine Schrift lenken, welche unbedingt einen der gediegensten neueren Beiträge zur Morphologie des Gebisses bildet. Jedenfalls nur der Sprache wegen, in welcher sie verfasst ist, hat diese Arbeit nicht die Beachtung gefunden, die sie verdient.

das Gebiss nie außerhalb des Einflusses des Kiefergelenkes und der Kiefermuskulatur steht oder jemals gestanden hat, da jede Veränderung der letzteren auch entsprechende Veränderungen des Gebisses zur Folge haben, so muss die Komplikation von Kiefergelenk und Kiefermuskulatur vom ersten Augenblicke ihrer Entstehung an mit Nothwendigkeit auf die Backenzähne gewirkt haben, und das Resultat dieser Einwirkung bei genügendem Zahnmaterial — und ohne dieses wäre ja die Entstehung der complicirteren Kiefereinrichtungen nutzlos und würde kaum erfolgt sein — kann kein anderes sein als eine höhere Ausbildung zunächst einzelner Backenzähne, wodurch also die Backenzahnreihe »heterodont« wird. Der Besitz von Kauzähnen aber, wodurch ein für den Ernährungsprocess der Säugethiere wichtiges Moment, die vollständige Zerkleinerung der Nahrung schon in der Mundhöhle, gewonnen ist, ist nach meiner Ansicht als ein primitives Merkmal aufzufassen, oder mit anderen Worten: ein differenzirtes (»heterodontes«) Zahnsystem muss zugleich mit den übrigen, das Säugethier zum Säugethier machenden Eigenschaften erworben sein. Der geläufigen Annahme entgegen, dass das Gebiss der ersten Säuger ein durchaus »homodontes«, nur aus kegelförmigen Zähnen bestehendes gewesen ist, ergibt sich aus diesen Erwägungen, dass im besagten Gebiss nicht nur die vorderen und hinteren Zähne different, sondern auch dass die letzteren, die Backenzähne, eine nach ihrer verschiedenen Stellung etwas verschiedene Kronenform gehabt haben.

Mit dieser Ansicht stehen die thatsächlichen Befunde im besten Einklange, denn

1) während das Zahnsystem einiger der ältesten Säugethiere, wie *Dromotherium* u. a., faktisch nach obigen Ausführungen als den Forderungen eines primitiven Säugethiergebisses entsprechend aufgefasst werden kann, kommt bei keinem der jetzt doch in nicht unbeträchtlicher Anzahl bekannten mesozoischen Säuger ein homodontes Gebiss vor;

2) bei allen bisher bekannten Säugethiern, wo Homodontie vorkommt (*Odontoceti*, *Edentata*), ist dieses kein primitives Merkmal, sondern vielmehr durch regressive Entwicklung entstanden.

Mit Rücksicht auf diese Thatsachen scheint mir das Harren auf einen »Ursäuger« mit völlig gleichgestalteten Zähnen aussichtslos zu sein.

Die Annahme, dass auch Homodontie zu den nothwendigen Attributen des »Ursäugers« gehören soll, entspringt wohl aus der Gewohnheit, mit Schemata zu operiren, die nur durch »primitive«

Merkmale gekennzeichnet sind. Und doch können wir innerhalb jeder größeren Thiergruppe Belege dafür finden, dass nur in der stärkeren Modifikation (Differenzirung) eines Körpertheiles, wodurch der Eigenthümer der unmittelbaren Konkurrenz mit verwandten Formen entrückt wird, die Möglichkeit für das Verharren eines oder mehrerer anderer Organe auf einem indifferenten (primitiven Stadium geschaffen ist, indem diese mehr oder weniger irrelevant und somit von der natürlichen Zuchtwahl vernachlässigt werden¹. Bei keiner gnathostomen Wirbelthierart stehen **sämmtliche** Organsysteme auf der niedrigsten Stufe, die überhaupt innerhalb des betreffenden Typus vertreten ist. Geschöpfe mit ausschließlich undifferenzirten Organen werden nur am Schreibtische empfangen und geboren, wesshalb sie sich auch noch stets als völlig lebensunfähig erwiesen haben.

In Bezug auf die regressive Entwicklung des Säugethiergebisses lassen sich in der Hauptsache zwei Arten unterscheiden:

1) Durch die höhere intensivere Arbeitsleistung, welche einzelnen Theilen des Gebisses auferlegt ist, werden diese differenzirt, höher specialisirt und in Folge dessen andere gänzlich entlastet und desshalb so reducirt, dass sie allmählich gar nicht mehr zur Ausbildung kommen. Diese Reduktionsart steht also im Dienste des bekannten Differenzirungsprocesses, für welchen die meisten Säugethierordnungen Beispiele aufzuweisen haben.

2 Durch Veränderung der Lebens- speciell der Nahrungsweise kann das Zahnsystem als Ganzes oder die eine seiner beiden physiologischen Hauptabtheilungen, die Greif- und Kauzähne, überflüssig werden und desshalb der Rückbildung anheimfallen. Dieser Reduktions-

¹ Ich mache hier nur auf die urodelen Amphibien aufmerksam: Die vornehmlich durch die Reduktion der Extremitäten stark vom Urodelentypus abweichenden Siren und Amphiuma sind innerlich — speciell in Bezug auf Circulations- und Respirationsorgane (Boas) — weit ursprünglicher als Menobranchus und Menopoma, welche im Äußeren den primitiven Urodelentypus viel treuer bewahrt haben. Die Monotremata bieten andere bekannte Beispiele dar, wie durch eine weitgehende Differenzirung in einer Richtung primitivere Zustände an anderen Organsystemen sich haben erhalten können. So widerspricht auch, um einen die vorliegenden Fragen berührenden Fall zu erwähnen, meiner Ansicht nach (vgl. meinen Aufsatz in Verhandlungen des Biologischen Vereins in Stockholm. B.J. III. 1891) der Umstand, dass Myrmecobius durch höhere Differenzirung mehrerer Organe sich von den verwandten Dasyuriden unterscheidet, keineswegs der Auffassung, dass die Zahl der Backenzähne etwas Ursprüngliches ist; die entgegengesetzte Ansicht vertritt WINGE l. c.

modus wird also dadurch charakterisirt, dass Zahntheile oder Zähne schwinden, ohne dass hierfür ein Ersatz durch die höhere Ausbildung anderer erlangt wird. Diese Form der Rückbildung gipfelt im Edentatenstadium der Mystacoceti, Myrmecophagidae etc.¹.

In dieser letztgenannten Art der Gebissreduktion können wir (im mehr vorgeschrittenen Stadium) wiederum zwei Modi unterscheiden:

a) Rückbildung der Form der Zähne unter mehr oder weniger vollständiger Beibehaltung der Anzahl (Odontoceti, Dasypodidae, Myrmecobius²).

b) Gleichzeitige Rückbildung der Anzahl und Form (Tarsipes, Molaren von Proteles).

Nun sehen wir aber zugleich, wie die zweite Art der Zahnreduktion auf ihrem Wege mit Nothwendigkeit das Stadium der Homodontie passiren muss, so bei Pinnipedia, Proteles u. A., wo allerdings der Unterschied zwischen Vorder-, Eck- und Backenzähnen noch ausgeprägt, die letztgenannten dagegen einander gleich (homodont) sind, und bei Odontoceti, Edentata, wo auch jener Unterschied wegfällt.

Nach diesen Erörterungen wird es auch begreiflich, wesshalb Homodontie und Monophyodontismus (d. h. das Vorkommen nur einer verkalkten Zahngeneration) so oft gleichzeitig auftreten — eine Thatsache, welche nur schwer mit den älteren Anschauungen in Übereinstimmung zu bringen ist. Falls nämlich die eine Zahngeneration oder das Zahnsystem überhaupt überflüssig oder von

¹ Nur durch die gänzliche Konfundirung der verschiedenen Arten der Rückbildung konnte BAUME (l. c.) zu dem wunderbaren Resultate gelangen, dass das Gebiss der Wirbelthiere sich in steter Reduktion bis auf Null befindet.

Einer ziemlich allgemein verbreiteten Auffassung giebt BONNET (Entwicklungsgeschichte der Haussäugethiere. 1891) in folgender Behauptung Ausdruck: »Die Gebisse unserer jetzigen Säugethiere sind nach Zahl der Zähne und Masse der Zahnsubstanzen noch in steter Reduktion begriffen« — ein Ausspruch, welcher zeigt, wie wenig noch die Natur der Reduktionsvorgänge im Zahnsystem gewürdigt ist — ganz abgesehen davon, dass doch auch noch in der Gegenwart sich progressive Entwicklungsvorgänge im Säugethiergebisse vollziehen.

² Der Annahme einer Reduktion der Form mit gleichzeitiger Vermehrung der Anzahl, wodurch man das Gebiss der Odontoceti und des Myrmecobius hat erklären wollen, ist durch die Entdeckung von Ersatzzahnanlagen neben den persistirenden Zähnen der Boden entzogen worden. Über Myrmecobius habe ich mich früher (l. c.) ausgesprochen und werde in einem folgenden Aufsatz die interessanten Vorgänge bei der Zahnentwicklung näher darlegen.

untergeordneter Bedeutung geworden ist, können wir uns keine Ursache — außer Funktionswechsel und gänzlich verschiedene Nahrungsart beim jungen und alten Thiere — denken, welche das Auftreten der anderen Zahnreihe erfordern könnte. Vielmehr beobachten wir, wie das eine Gebiss in demselben Maße rudimentär wird und schwindet, als das persistirende Gebiss der regressiven Entwicklung anheimfällt. Da nun mehr oder weniger vollständige Homodontie eine Verkümmernng des Gebisses bekundet, wird es verständlich, wesshalb Homodontie und Monophyodontismus Hand in Hand zu gehen kommen. Belehrende Beispiele geben die Pinnipedia ab. Bei den Formen, welche durch die stärkere Vereinfachung ihrer Backenzähne sich dem homodonten Typus am meisten nähern, wie *Halichoerus*, *Cystophora* und *Macrorhinus*, ist die erste Dentition viel schwächer entwickelt als bei *Phoca*. Ferner: in Übereinstimmung damit, dass die persistirenden Backenzähne bei *Macrorhinus* noch einfacher sind als bei der verwandten *Cystophora*, so ist das Milchgebiss bei *Macrorhinus* noch schwächer als bei irgend einer anderen Robbe, und verschwindet nach FLOWER wahrscheinlich lange vor der Geburt. Dass bei den Otariidae das Milchgebiss relativ am besten entwickelt, ist wohl nur eine scheinbare Ausnahme von der hier aufgestellten Regel. Wie schon aus der Art sich zu bewegen hervorgeht und wie Beobachtungen konstatirt haben, sind die Otariidae im viel höheren Grade Landthiere als die übrigen Pinnipedia, und dürfte es hiermit im Zusammenhange stehen, dass das Gebiss gewisse Merkmale zeigt, welche vielleicht als eine progressive (sekundäre) Entwicklung zu deuten sind¹.

Es verdient betont zu werden, dass bei mehreren Thierformen, bei denen die Zähne in Rückbildung begriffen sind, die Funktion derselben wenigstens theilweise durch andere Organe übernommen ist. So kompensiren verschiedene Einrichtungen

¹ Dass bei *Proteles* das Milchgebiss relativ weniger reducirt ist als bei Pinnipedia, beruht jedenfalls darauf, dass sich jener viel weniger und viel später von den nahe verwandten *Ihyaeniden* entfernt hat als diese von ihren unbekannten Stammformen.

Es ist selbstverständlich, dass bei den mit nicht reducirtem persistirenden Gebiss versehenen Beutelhieren und Nagern andere Faktoren die Ausbildung der zweiten gehemmt resp. die Rückbildung der ersten Dentition bewirkt haben. Bezüglich der Beutelhieren habe ich mich schon oben [pag. 524—527] ausgesprochen; was die Nager betrifft, so ist offenbar das Milchgebiss durch die Ausbildung immer wachsender Zähne überflüssig geworden; man vergleiche z. B. *Cavia* und *Dasyprocta*.

des Magens bei Pinnipedia, Cetacea, Edentata und anderen hierher gehörigen Formen den Rückgang der Kauzähne (oder Kauwerkzeuge im Allgemeinen), während die Zunge durch besondere Entwicklung (Myrmecophagidae, Tarsipes etc.) die Funktion der Greifzähne in mehr vollkommener Weise ausführt.

Was die Verbreitung der oben sub 2 angeführten Reduktionsart betrifft, so ist sie bekanntlich innerhalb der Mehrzahl der Säugethierordnungen anzutreffen.

Wir haben also in erster Reihe die allgemein bekannten Fälle bei Monotremata, Cetacea und Edentata s. str. zu nennen. Bei Bradypodidae und Megatheriidae scheint mir die Rückbildung in ihrem Verlaufe dadurch gehemmt worden zu sein, dass sie, ursprünglich wahrscheinlich Insektenfresser (cf. WINGE l. c.), eine den übrigen Edentaten fremde Diät angenommen: sie ernähren sich bekanntlich von Blättern und jungen Trieben. Sie können somit der Backenzähne nicht entbehren, wesshalb diese von Neuem nützlich, funktionirend geworden sind. Nur durch diese Annahme wird uns das Gebiss der fraglichen Thiere verständlich. Dass ihr Gebiss in der That eine rückschreitende Entwicklung erlitten, drückt sich unter Anderem unverkennbar in dem gänzlichen Mangel des Schmelzes aus (nur die älteren fossilen Formen haben Schmelzbänder); die vollständige Abwesenheit dieses ursprünglichen Zahnelementes bekundet für Thiere mit solcher Nahrungsweise entschieden eine stattgehabte Rückbildung. Das Aufhören des Reduktionsprocesses und die sekundär eingetretene Differenzirung wiederum findet ihren Ausdruck in der konstanten Zahl $\left(\frac{5}{4}\right)$ — doch Grypotherium $\frac{4}{4}$ und Coelodon $\frac{4}{3}$ —, in der durchaus eigenthümlichen gegenseitigen Stellung der oberen und unteren »Eckzähne« bei Choloepus, sowie in dem complicirten Baue der Backenzähne bei Megatheriidae gegenüber der schwankenden Anzahl der gleichgestalteten Zähne der Gürtelthiere. Hier liegt somit wiederum ein Fall vor, wo eben so wie beim Milchgebiss der Fledermäuse die Rückbildung des Zahnsystems durch eine Art Funktionswechsel gehemmt worden ist¹.

Einer wiederholt ausgesprochenen Annahme entgegen muss ich daran festhalten, dass das Zahnsystem der Pinnipedia, als Ganzes

¹ Wahrscheinlich ist das Gebiss der Glyptodontidae in derselben Weise zu beurtheilen.

betrachtet, wie ich schon oben betont habe, sich in Rückbildung befindet. Für diese Auffassung sprechen vornehmlich folgende Gründe: 1) genaue Untersuchungen (NEHRING) haben gelehrt, dass die Zähne der einheimischen Robben hauptsächlich zum Packen und Festhalten, nicht zum Zerkleinern der Nahrung verwendet werden; 2) das Größenverhältnis der Zahnkrone zur Wurzel, vergleiche unten; 3) die ältesten, allerdings spärlichen fossilen Funde. Übrigens ist es leicht einzusehen, dass Kauwerkzeuge für ins Wasser gewanderte Säugethiere von beschränktem Werthe oder geradezu unzweckmäßig werden müssen.

Dass auch bei *Sirenia* eine Rückbildung des Zahnsystems im Gange ist, ist wahrscheinlich, wenn auch zur Zeit nur schwer nachweisbar.

Unter den Beutelthieren trifft man nur eine Form mit wirklicher Rückbildung des Gebisses an, nämlich *Tarsipes rostratus*. Seine Nahrung (Honig und Pollenkörner) erklärt zur Genüge den Schwund des Gebisses, während derselbe durch die Ausbildung der Zunge und die diesem Thiere eigenthümliche Komplikation des Magens kompensirt wird. Das schwache, individuell variirende Gebiss hat Veranlassung gegeben, *Tarsipes* als den Repräsentanten einer besonderen Familie (*Edentula*) aufzustellen. Sein ganzer Bau — die Überreste des Gebisses ebenfalls — bekundet jedoch seine nahe Verwandtschaft mit den Phalangistiden.

In der Ordnung der Chiroptera ist diese Reduktionsart bei den Backenzähnen solcher Formen, wie *Macroglossi*, *Epomophorus* und *Pteropus scapulatus* ausgeprägt. Bei *Macroglossi* und *Pteropus scapulatus* äußert sich die Rückbildung nur in der Schwäche sämtlicher Backenzähne, bei *Epomophori* auch in der geringen Anzahl ($\frac{3}{5}$). Bei allen liegt der Reduktion dieselbe Ursache zu Grunde:

ihre Nahrung besteht, abweichend von derjenigen anderer Pteropi, aus weichen saftigen Früchten, deren Inhalt eingesogen, nicht zerkaut wird. Die Rückbildungsart der Backenzähne bei *Desmodonta* gehört dagegen der ersten Kategorie an, sie ist eine Differenzirung.

Bei *Carnivora fissipedia* ist ebenfalls ein exquisiter Fall einer Rückbildung dieser Art bekannt, nämlich *Proteles Lalandii*, bei dem die Backenzähne sowohl in Form als Anzahl stark rückgebildet sind. Auch hier erklärt die abweichende Nahrungsweise (Raupen, Termiten, Aas) diese Erscheinung.

Unter den Halbaffen scheinen mir die Backenzähne bei Chi-

romys ebenfalls dieser Art der Reduktion anheimzufallen. Darauf deuten sowohl ihre geringere Anzahl $\left(\frac{4}{3}\right)$, ihre vergleichsweise schwache Ausbildung als auch die Beschaffenheit des Milchgebisses hin. Die Nahrungsart (Mark des Bambus- und Zuckerrohres, sowie Kerbthiere) erklärt auch eine solche Rückbildung.

Eine Ordnung, in der bisher keine Reduktion der uns beschäftigenden Art angetroffen worden, sind die Nagethiere. Gelegentlich der Untersuchung einer Sammlung afrikanischer Säuger¹ wurde ich veranlasst, dem Modus der Zahnentwicklung innerhalb der Familie der *Georychina* nachzugehen, wobei sich Folgendes herausstellte. Besagte Familie besteht aus den genetisch jedenfalls eng zusammengehörenden Gattungen *Bathyergus*, *Georychus*, *Heterocephalus* und *Heliophobius*. *Bathyergus* hat noch normal entwickelte Backenzähne ohne Spuren einer Rückbildung, welche dagegen bei den übrigen in verschiedenem Grade sich kund giebt. So dringen bei *Bathyergus* Schmelzfalten tief in das Zahnbein ein, während bei den übrigen diese Falten in verschiedenem Maße seichter werden und schon bei mäßiger Abkauung gänzlich verschwinden, so dass der Schmelz nur einen einfachen, dünnen, das Zahnbein umschließenden Ring bildet. Der ganze Habitus des Backenzahns bei *Georychus*, *Heterocephalus* und (nach Beschreibungen und Abbildungen zu urtheilen) *Heliophobius* hat etwas Verkümmertes: stiftförmig, leicht gebogen, mit einfacher, geschlossener Wurzel². Am auffallendsten ist jedoch die Zahl der Backenzähne:

<i>Heliophobius argenteo-cinereus</i>	$\frac{6}{6}$
- - - var. <i>morungensis</i>	$\frac{5}{5}$
<i>Bathyergus</i>	$\frac{4}{4}$
<i>Georychus</i>	$\frac{4}{4}$
<i>Heterocephalus glaber</i>	$\frac{3}{3}$
- <i>Phillipsi</i> ³	$\frac{2}{2}$

¹ Zoologische Jahrbücher. Bd. III.

² Bei *Heliophobius argenteo-cinereus* var. *morungensis* soll jedoch der dritte Backenzahn zwei Wurzeln haben (vgl. NOACK, Zoolog. Jahrb. Bd. II).

³ Selbstverständlich will ich mit der Aufstellung dieser Serie nicht behauptet haben, dass dieselbe einen wirklichen historischen Vorgang ausdrückt.

Es bewegt sich also die Anzahl der Backenzähne innerhalb dieser kleinen Familie in weiteren Grenzen als bei allen übrigen Nagern zusammengekommen: denn während eine so hohe Zahl wie $\frac{6}{6}$ bei keinem anderen Nager vorkommen, sind $\frac{2}{2}$ nur bei Hydromys und Xeromys — hier aber als das Produkt hochgradiger Differenzierung — bekannt. Auch individuelle Schwankungen in der Zahl der Zähne kommen innerhalb dieser Familie vor¹. Es lässt sich somit nicht verkennen, dass sich hier ein Process vollzieht, welcher durch Entwerthung der Backenzähne ihren allmählichen Schwund herbeiführt — eine innerhalb der Ordnung der Nagethiere jedenfalls recht überraschende Erscheinung. Wenn auch wegen Mangel an hierauf bezüglichen Beobachtungen nicht mit Sicherheit die Ursache der fraglichen Rückbildung dargelegt werden kann, scheint es mir doch nicht unwahrscheinlich zu sein, dass, da Bathyergus mit relativ gut entwickelten Backenzähnen Zwiebeln und Wurzeln verzehrt, während PETERS im Magen und Darm von Heliophobius »unter einer breiartigen Masse zerstückelte Leibesringe von Insekten« fand, der Übergang von vegetabilischer zur Insekten-Nahrung die besagte Reduktion veranlasst hat. Übrigens wäre es auch denkbar, dass die gewaltige Ausbildung der Schneidezähne die Entwicklung der Backenzähne gehemmt hat.

Es bleiben also nur noch drei Gruppen, Insectivora, Primates und Ungulata übrig, in denen durchgreifende Reduktionserscheinungen dieser Art nicht auftreten.

Von großer Bedeutung ist selbstverständlich die Frage: wie lässt sich entscheiden, ob sich ein Zahn in progressiver oder regressiver Entwicklung befindet? Bei ausreichendem historischen Material — z. B. bei vielen Hufthieren, wo die paläontologischen Hilfsquellen reichlicher fließen — reicht oft die einfache Vergleichung der gesamten Zahnserien aus, um entscheiden zu können, welche Richtung die Entwicklung eingeschlagen hat. Wie unsicher aber diese Methode ist, hat sich gerade in den Untersuchungen über die Phylogenie der Hufthiere gezeigt. Meiner Meinung nach haben wir in dem Verhältnis zwischen Krone und Wurzel, wenn auch

¹ Vgl. THOMAS, Proceed. Zool. Soc. London. 1885.

keineswegs ein Universalmittel, so doch eine in manchen Fällen gute Direktive für die Entscheidung dieser Frage.

Wie bereits oben erwähnt, müssen aus rein mechanischen Gründen alle Impulse in erster Instanz die Krone treffen. Die Veränderung dieser wiederum zieht dann Veränderungen der Zahnwurzel mit sich. Im ersten Stadium der progressiven Entwicklung wird also die Krone vergrößert, während die Wurzel zunächst die einfachere, schwächere Form beibehält. Und umgekehrt: ist ein Zahn überflüssig geworden und fällt der regressiven Entwicklung anheim, dann äußert sich dies in erster Hand durch Verkleinerung der Krone, während die Wurzel länger eine relativ größere Komplikation bewahrt. Beim Anfang sowohl der progressiven als der regressiven Entwicklung muss also nothwendigerweise ein Missverhältnis zwischen Krone und Wurzel entstehen. Einige wenige Beispiele mögen als Illustration dieser Anschauung hier angeführt werden, und zwar zunächst ein Fall von progressiver Zahnentwicklung.

Bezüglich des Baues nicht nur des Magens und der Extremitäten, sondern auch der Backenzähne ist *Dicotyles* ein viel weiter vorgeschrittener Suide als die Arten der Gattung *Sus*. Dies ist allgemein anerkannt¹. Bei *Dicotyles* haben die Prämolaren eine breitere und komplicirtere Krone als die entsprechenden Zähne bei *Sus*, während dagegen die Wurzel im Verhältnis zur Krone bei *Sus* komplicirter ist als bei *Dicotyles*². Die nähere Ausführung werde ich bei anderer Gelegenheit geben.

Beispiele des Verhaltens bei regressiver Entwicklung können in großer Anzahl angeführt werden. Ich erinnere hier nur an das Verhalten bei *Pinnipedia*. Bei *Cystophora cristata* fällt der obere fünfte Backenzahn durch seine äußerst schwache, niedrige Krone und durch die Stärke der zwei dicken und breiten, divergirenden Wurzeln auf; manchmal verschmelzen beide Wurzeln; eben so übertrifft auch beim ersten Backenzahn die Wurzel an Umfang bei Weitem die Krone. Bei *Halichoerus* wird die meist einspitzige Krone des fünften, manchmal auch des vierten Backenzahnes von zwei Wurzeln getragen. Vergleichen wir diese Zähne mit den betreffenden, z. B. bei *Phoca groenlandica*, mit ihren relativ reich ausgebildeten Kronen, so er-

¹ Vgl. SCHLOSSER, Morphol. Jahrbuch. Bd. XII.

² Natürlich ist hiermit keineswegs gesagt, dass *Dicotyles* von *Sus* abzuleiten sei.

halten wir eine gute Vorstellung von dem Verhalten der Krone zur Wurzel bei eintretender Rückbildung¹.

Ausdrücklich betone ich schließlich, dass, da die natürliche Zuchtwahl selbstverständlich danach strebt, das hier geschilderte Missverhältnis zwischen Krone und Wurzel bei beiden Entwicklungsarten möglichst bald und vollständig wieder auszugleichen, und dass somit eklatante Fälle, namentlich bei der progressiven Entwicklung, nicht oft nachweisbar sind, eben so wie zahlreiche individuelle Verschiedenheiten hier zu erwarten sind.

Die nähere Darlegung der im Obigen kurz referirten Untersuchungen erfolgt in meiner ausführlicheren Arbeit. Der erste Theil derselben wird die embryologischen Untersuchungen sowie die Phylogenie des Zahnsystems der Insectivoren umfassen. Ein zweiter Theil wird unter Anderem die schon in Angriff genommene Bearbeitung des Zahnsystems der Carnivora, Prosimiae und Primates enthalten.

Stockholm, im August 1892.

¹ Selbstverständlich kann auch eine Reduktion des Wurzeltheiles während der individuellen Entwicklung auf andere Weise zu Stande kommen. So wird bei *Didelphys* die vordere Wurzel des oberen ersten Prämolars in Folge der starken Ausbildung des Eckzahnes resorbirt; bei jugendlichem Thiere ist besagte Wurzel noch völlig intakt.

Über die Betheiligung von Drüsenbildungen am Aufbau der Peyer'schen Plaques.

Von

Dr. Hermann Klaatsch,

Privatdocent in Heidelberg.

Mit 1 Figur im Text.

Die Lymphoidorgane des Säugethierdarmkanals sind in neuerer Zeit mehrfach Gegenstand eingehender Untersuchung und lebhafter Diskussion gewesen¹. Unter den Fragen, welche sich an dieselben knüpfen, steht diejenige nach der Herkunft der lymphoiden Elemente im Vordergrund. Die Betrachtung dieser Bildungen als Organe trat hiergegen zurück. Dennoch sind beide Richtungen der Untersuchung mit einander innig verbunden und erst ihre gemeinsame Behandlung wird im Stande sein, die weitgehenden Meinungsdifferenzen über die wichtigsten Punkte zu beseitigen. Vor Allem ist es erforderlich, jede Erscheinungsform der Lymphoidapparate für sich zu betrachten, die Prüfung der Tonsillarbildungen scharf zu trennen von derjenigen der Follikelbildungen im Mittel- und Enddarm und zunächst für jede derselben die Geschichte klarzustellen auf ontogenetischem und phylogenetischem Wege.

Für die PEYER'schen Plaques ein Vorgehen in diesem Sinne anzuregen, ist die Absicht der folgenden Zeilen, durch welche ich die Aufmerksamkeit auf einen Befund bei niederen Säugethieren lenken möchte.

Gelegentlich anderer Untersuchungen beachtete ich bei Echidna das Verhalten der PEYER'schen Haufen und gelangte dabei zur Kenntnis der folgenden Thatsachen, die ich zuerst rein deskriptiv mittheilen will, um daran einige Betrachtungen zu knüpfen.

Zur Orientirung über die allgemeine Disposition der Theile bemerke ich, dass Echidna einen mäßig langen Enddarm besitzt und dass die Grenze desselben gegen den Mitteldarm nicht durch irgend welche Klappenbildungen markirt ist. Das Coecum bildet bei Echidna einen kleinen, etwa 1—2 cm langen Anhang, welcher in schräger Richtung ausmündet, indem seine Längsachse mit dem Ileum einen Winkel von etwa 70° bildet. Auf die Coecalgegend tritt die Arteria mesenterica mit ihrem Endast zu, wie ich in meiner Arbeit über die Mesenterien erörtert habe. Auf die dort niedergelegten Angaben über die Radix mesenterii von Echidna sei hiermit verwiesen².

Das größere der beiden untersuchten Exemplare — ein männliches Thier von ca. 35 cm Länge — zeigte Folgendes:

Bei der Betrachtung von außen her gewahrt man in der Nähe des Coecum eine etwas von der Umgebung differente Partie, welche nach Eröffnung des Darmes sich als ein sehr schön entwickelter PEYER'scher Haufen herausstellt. Derselbe liegt der Anheftungsstelle des Mesenteriums gegenüber und stellt ein ovales Feld dar, dessen größter 1 cm, dessen kleinster Durchmesser 0,5 cm beträgt. Dieses Feld trägt etwa 30 Follikel, welche überaus deutlich durch eine dunklere Färbung von der Umgebung sich abheben. Jeder Follikel ist kreisrund begrenzt und hat etwa 5 mm Durchmesser. Seine Oberfläche ist leicht grubenförmig vertieft. Größere liegen in der Mitte, kleinere nach dem Rande zu. Der PEYER'sche Haufen reicht mit seinem distalen Pole bis an die Ausmündungsstelle des Coecum heran und nimmt hier diejenige Partie der Ileumwandung ein, an welche das Coecum sich im spitzen Winkel anlegt. Über den freien Rand der ringförmigen, die Ausmündung des Blinddarmes umziehenden Valvula coecalis fort gelangt man ins Lumen des Coecum und trifft hier in der

¹ Vgl. die zusammenfassende Darstellung des Gegenstandes von STÖHR, Über die Lymphknötchen des Darmes. Archiv für mikr. Anat. Bd. XXXIII. 1889.

² Morphol. Jahrbuch. Bd. XVIII.

Schleimhaut ganz ähnliche Bildungen wie am PEYER'schen Haufen. Einzelne Grübchen werden von dem PEYER'schen Haufen lediglich durch die Valvula coecalis geschieden. Namentlich gegen das blinde Coecum nehmen die Follikelbildungen an Zahl zu.

Die Innenfläche der Schleimhaut zeigt in der Umgebung des geschilderten PEYER'schen Haufens eine ziemlich glatte Beschaffenheit. Auch mit starker Lupe nvergrößerung erkennt man nichts von größeren Zottenbildungen. Nur unregelmäßige kleine Erhebungen formiren ein Netzwerk, dessen Maschen von überaus kleinen Grübchen eingenommen werden, den Öffnungen der LIEBERKÜHN'schen Drüsen, wie Durchschnitte lehren.

Etwa 1½ cm proximal von dem geschilderten PEYER'schen Haufen findet sich ein zweiter, dem ersten an Größe ziemlich gleichend und auch in der Beschaffenheit der Follikel — dieselben stehen hier recht deutlich in Längsreihen der Darmachse parallel — nichts wesentlich Abweichendes darbietend. An der Peripherie des Haufens finden sich einige kleine Grübchen, welche in ihrer Ausdehnung die Mitte zwischen den benachbarten Drüsenbildungen und den Follikeln des Agmen halten.

Bei der Betrachtung lymphatischer Organe im Darm darf die Untersuchung der Umgebung desselben mit Rücksicht auf die Verbreitung mesenterialer Lymphdrüsen nicht versäumt werden.

Bekanntlich sind dieselben bei allen höheren Säugethieren stark entwickelt. Bei vielen sind sie auf einen mächtigen Strang von Lymphdrüsen konzentriert, welcher den Stamm der Arteria mesenterica superior begleitet.

Von einer solchen Bildung trifft man bei Echidna auf den ersten Blick gar nichts. Der Stamm der Art. mesent. sup. läuft frei sichtbar durch das Gedärme, nur von einer geringen Menge von Fettgewebe eingehüllt. Eine genauere Prüfung lässt hingegen lymphatische Bestandtheile in der Nähe der Arterie wahrnehmen, freilich in einer von den Placentaliern beträchtlich verschiedenen Weise. Mit bloßem Auge bemerkt man längs der Art. ileocoecalis zahlreiche kleine noch nicht 1 mm im größten Durchmesser haltende Lymphknötchen, welche theils zur Seite der Arterie, theils ihr direkt auflagernd sich finden. Mit der Lupe werden weitere solche Bildungen deutlich. Man kann sie am Stamme der Art. mes. verfolgen bis gegen die Radix hin, doch werden sie immer spärlicher, je mehr man sich der Aorta nähert. Am größten und am reichlichsten entfaltet sind diese kleinen Mesenterialdrüsen am Darm, wo sie bis an die Wandung desselben verfolgt werden können. Die Ausstrahlungen der Art. ileocoecalis sind am stärksten damit übersät, von den Art. jej. zeigen nur die zunächst an die Ileocoecalis sich anschließenden ein solches Verhalten. Gegen das Duodenum zu werden die lymphatischen Einlagerungen immer spärlicher, sie erhalten sich am längsten in der Nähe des Darmes, hier sind sie stellenweise an den Ausstrahlungen der Arterien noch reichlich, während der mehr centrale Theil des Gefäßes einer solchen Begleitung gänzlich entbehrt.

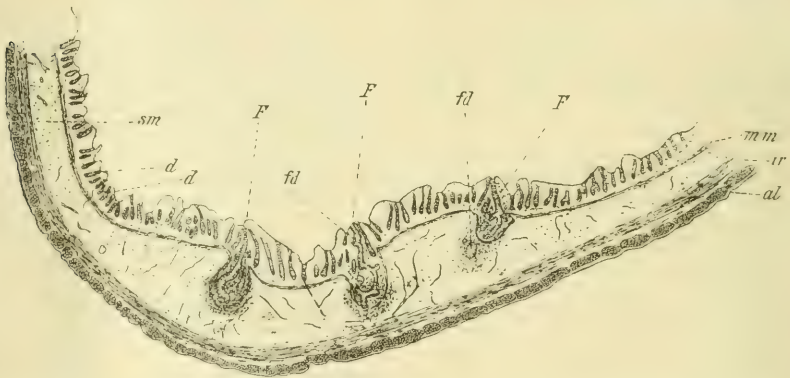
Was die Zahl der PEYER'schen Plaques anbetrifft, so konnte ich nur die beiden sehr deutlich markirten entdecken. Dennoch ist es möglich, dass noch mehr vorhanden sind und dass für ihre Wahrnehmung die mikroskopische Untersuchung nöthig wäre. Zur Vorsicht in dieser Beziehung mahnt der Befund bei dem zweiten etwas kleineren weiblichen Exemplar. Hier fand sich zunächst gar nichts von PEYER'schen Plaques. Erst eine ganz genaue Prüfung der Stelle am Coecum, wo ein PEYER'scher Haufen zu erwarten war, zeigte ein ovales Feld, welches sich ein wenig von der Umgebung abhob und an welchem die Darmwand etwas verdickt erschien. Von Follikeln konnte man jedoch an der Innenfläche nichts erkennen. Letztere zeigte kleine Gruben, den benachbarten Drüsenmündungen ähnlich. Ein ähnlicher Fleck zeigte sich etwas weiter proximal und einige andere Stellen schienen in gleicher Weise modificirt.

In der Vermuthung, dass diese Schleimhautpartien mit PEYER'schen Plaques etwas zu thun haben möchten, fertigte ich Schnitte von den betreffenden Stellen an und fand meine Erwartung bestätigt. Schon mit bloßem Auge erkannte man die Follikel in der verdickten Schleimhautpartie und eine Vergleichung der Schnitte mit solchen, die dem PEYER'schen Plaque des anderen Objekts entnommen waren, ergab die vollständige Übereinstimmung zwischen beiden. Doch traten an dem zweiten besser konservirten Objekt Eigenthümlichkeiten des PEYER'schen Plaques deutlicher hervor, die sehr beachtenswerth

sind. Bezüglich der Verbreitung der Mesenterialdrüsen ergab sich der gleiche Befund wie beim vorigen.

Querschnitte der Darmwandung zeigen in einiger Entfernung von den PEYER'schen Plaques Folgendes (vgl. Textfigur): Auf die relativ stark entwickelte bindegewebige Unterlage der Serosa folgt noch innen die Längsmuskulatur (*al*) der Darmwand, an Stärke der inneren oder Ringmuskulatur (*ir*) vollständig gleichend. Die lockere bindegewebige blutgefäßreiche Submucosa (*sm*) wird durch eine sehr starke Muscularis mucosae (*mm*) nach innen abgegrenzt. Sie ist mächtiger entwickelt als bei den Placentaliern und lässt an vielen Stellen eine Sonderung in eine innere Ring- und eine äußere Längsschicht erkennen. Die Mucosa bildet niedere Erhebungen, wie schon die makroskopische Betrachtung zeigte, und besitzt schlauchförmige LIEBERKÜHN'sche Drüsen in der für alle Säugethiere typischen Beschaffenheit (*d*).

Bei der Annäherung an den PEYER'schen Haufen bemerkt man eine Dickenzunahme der Submucosa, in welche von der Mucosa aus Bildungen einragen, die schon bei schwacher Vergrößerung sich als Follikel darstellen durch die Anhäufung zahlreicher kleiner intensiv gefärbter Zellen. In diese Zellhaufen erstrecken sich Drüsenschläuche hinein, welche nur durch bedeutende Größenzunahme von den benachbarten verschieden sind. Jeder Follikel besitzt eine solche Drüse, welche mit verschmälertem Theil nach innen mündet, nach außen an Durchmesser zunimmt und sichtliche Sprossen, oft in größerer Zahl entsendet. Dabei gewinnt das Lumen gegen das blinde Ende der Drüse hin



Querschnitt eines PEYER'schen Haufens von *Echidna setosa*. *al* äußere Längsmuskulatur. *ir* innere Ringmuskulatur. *sm* Submucosa. *d* LIEBERKÜHN'sche Drüsen. *mm* Muscularis mucosae. *F* Follikel. *fd* Follikeldrüse. Vergr. $\frac{15}{1}$.

an Weite. Über der Hauptdrüse öffnen sich mit ihren Mündungen gegen einander konvergierend mäßig vergrößerte Drüsen im Bereich des Follikels in das Darm-lumen. Der Vorsprung, auf dem die Follikeldrüsen münden, würde nach STÖHR's Nomenclatur als die »Kuppe« zu bezeichnen sein. Der Theil des Follikels, welcher das Niveau der Mucosa nach außen überragt, stellt den Körper dar. Dieser hat die Muscularis mucosae vor sich her gedrängt. Sie biegt am Rande des Follikels mit scharfer Knickung nach außen um und umhüllt den Follikel-körper zum großen Theil, jedoch nicht vollständig. An einigen Stellen ist sie unterbrochen und lässt blinde Sprossen der Follikeldrüsen sich weit nach außen bis in die Nähe der Darmmuskulatur erstrecken.

Der epitheliale Bestandtheil bildet die Hauptmasse des ganzen Follikels. Der lymphoide Theil des letzteren erscheint als eine Umhüllung der Drüsenschläuche. Nach innen von der Muscularis mucosae wird der ganze Raum zwischen dieser und den Drüsen von Lymphzellen dicht erfüllt. Mit der Durchbrechung der Muscularis mucosae erstreckt sich das lymphatische Material in die Submucosa und bildet eine Art von äußerer Kappe um den Follikel. Stets bleibt auch hier die Beziehung zu den Drüsen gewahrt.

Wo wie bei *fel* (rechts) auf der Textfigur ein Drüsenchlauch im Querschnitt getroffen erscheint, da zeigt sich das lymphatische Material wie ein Cylinder um das epitheliale Rohr herumgelegt, wobei die dichte Aneinanderlagerung der Elemente nach der Peripherie zu allmählich sich verliert.

Für das Studium histologischer Einzelheiten reichte der Konservierungszustand des Thieres nicht hin. Das Oberflächenepithel der Schleimhaut war desquamirt, die Drüsenepithelzellen hingegen waren sehr deutlich und ließen zwei Erscheinungsformen erkennen, ähnlich denen, welche BIZZOZERO¹ kürzlich von den Colondrüsen beschrieben hat. Die Anlagerung des lymphoiden Zellmaterials an das Epithel der Follikeldrüsen war überall außerordentlich dicht. Namentlich gegen die blinden Enden der Drüsen zu konnte von einer beide Gewebsarten trennenden Basalmembran nichts wahrgenommen werden. Hier lagen auch zwischen den Epithelzellen lymphatische Elemente, während das Drüsenlumen davon frei war.

Die weiteren Veränderungen der Follikel konnten leicht auf Schnitten vom Coecum desselben Exemplars festgestellt werden. Die lymphatische Masse nimmt bedeutend zu, so dass die Drüsenschläuche an Volumen relativ zurücktreten; auch jetzt noch behalten sie ihr Lumen bei. Die Abgrenzung des Epithels gegen das lymphatische Gewebe wird noch schwieriger. Ganz ähnliche Bilder zeigte das größere männliche Exemplar an seinem bereits makroskopisch deutlichen PEYER'schen Plaque, so weit der Konservierungszustand erkennen ließ.

Für die Beurtheilung der PEYER'schen Plaques ist eine wichtige Thatsache konstatiert worden, mit welcher fortan gerechnet werden muss. Während bisher diese Organe fast stets als rein lymphatische Bildungen betrachtet wurden, als Anhäufungen von Lymphfollikeln in der Darmschleimhaut ohne genetische Beziehungen zum Epithel derselben, zeigen sich bei *Echidna* Drüsenbildungen in ganz hervorragender Weise am Aufbau der PEYER'schen Haufen betheiligt.

Es fragt sich nun, ob wir es hier mit einer Thatsache von allgemeiner Bedeutung für die PEYER'schen Haufen oder mit einem speciellen nur den Monotremen zukommenden Verhalten zu thun haben. Nicht nur die Stellung von *Echidna* als einer primitiven Form, sondern auch Zeugnisse, die den Placentaliern entlehnt sind, machen es sehr wahrscheinlich, dass bei *Echidna* der ursprüngliche Zustand der PEYER'schen Haufen vorliegt, aus dem sich unter Rückbildung der drüsigen Bestandtheile der andere Befund entwickelte, welchen die erwachsenen Placentaliere zeigen. In dieser Beziehung sind die Angaben von RETTERER² sehr beachtenswerth, welcher am Coecum von *Cavia* Bilder beschreibt, die meinem *Echidna*-befund sehr ähnlich sind. Auch STÖHR erwähnt gelegentlich epitheliale Schläuche in den PEYER'schen Haufen der Katze. Es eröffnet sich hier ein weites Feld für die erneute Bearbeitung der PEYER'schen Haufen bei Placentaliern, welches an geeignetem Material von dem neuen Gesichtspunkt geleitet zweifellos zu wichtigen Ergebnissen führen wird.

Treten uns bei *Echidna* die PEYER'schen Haufen in einem niederen Zustand entgegen, so wird dadurch zugleich der Ort bezeichnet, an welchem sie zuerst in der Säugethierreihe sich gebildet haben. Dass sie den Säugethiern allein zukommen, wird Niemand bestreiten, dass sie bei diesen in der Coecalgegend ihre Heimat haben, wird durch alle Thatsachen gezeigt. Das Coecum besitzt stets in seiner Schleimhaut Partien, welche den PEYER'schen Plaques gleichen; dies ist auch dann bereits der Fall, wenn wie bei *Echidna* außerhalb des Coecum erst die Anfänge der Bildung von PEYER'schen Haufen sich konstatiren lassen. Vom Coecum aus erstreckt sich diese Bildung im Heum aufwärts, bei den einzelnen Säugethiergruppen verschieden weit emporreichend. So bleiben sie bei den Carnivoren auf die Ileocoecalregion beschränkt, und wie selbst beim Menschen ihre Verbreitung variirt, zeigen die Angaben von PASSOW (VIRCHOW's Archiv. Bd. 101).

¹ Archiv für mikr. Anatomie. Bd. XXXIII und XL.

² Du tissu angiothélial des Amygdales et des Plaques de PEYER. Mém. de la Société de Biologie. 1892.

Damit gewinnt das Coecum eine neue Bedeutung und dieses bisher so sehr vernachlässigte Organ sollte zum Gegenstand neuer Untersuchungen werden. Regt doch auch die von HOWES konstatierte Homologie desselben mit dem Processus digitiformis der Selachier hierzu an.

Ferner sind die ermittelten Thatsachen von Wichtigkeit für die Frage nach der Herkunft des lymphatischen Gewebes der Darmwand und der Mesenterialdrüsen. Die Deutung, welche in dieser Beziehung die mitgetheilten Thatsachen erfahren können, ist eine zweifache, von denen eine die andere ausschließt.

Der jetzt fast allgemein herrschenden STÖHR'schen Anschauung zufolge wird man den Befund bei Echidna so deuten, dass man die lymphatische Hülle der »PEYER'schen Drüsen« als etwas von außen Hinzugekommenes beurtheilt. Man wird alsdann in den zahlreichen kleinen Lymphknötchen im Verlauf der Mesenterica sup. und der Ileocoecalis die Quelle vermuthen, von welcher aus die Lymphzellen den Arterienbahnen folgend die Muskulatur, die Submucosa und schließlich die Muscularis mucosae durchsetzen, um nun eine Hülle um einige der LIEBERKÜHN'schen Drüsen zu bilden. Die Zunahme der letzteren kann man entweder als präexistente oder mit der lymphatischen Einwanderung kombinirt sich denken.

Die andere Deutung würde für die Verbreitung des lymphatischen Gewebes gerade den umgekehrten Weg annehmen. Sie würde in den PEYER'schen Drüsen die Quelle, das »Keimcentrum« der Follikel erblicken und würde die kleinen Lymphknoten in der Nähe der Arterien als die Vorläufer einer immer weiter am Stamm der Art. mesent. sup. sich hinauf erstreckenden lymphatischen Infiltration erkennen.

Welche von beiden Auffassungen das Richtige trifft, müssen weitere Untersuchungen lehren. Durch die vorliegenden Thatsachen wird aber bereits ein Hinweis auf die Richtung gegeben, in welcher die Entscheidung sich anbahnt. Gegen die zuerst angeführte Deutung erheben sich schwerwiegende Bedenken. Wo ist die Quelle, von welcher aus die lymphatischen Zellmassen der PEYER'schen Haufen stammen sollen? Je weiter aufwärts, um so spärlicher wird am Arterienstamm die Zahl der Lymphknoten und jene bedeutende Anhäufung derselben, welche uns bei den Placentaliern entgegentritt, fehlt. Der zweite bedenkliche Punkt ist gegeben durch das Verhalten der PEYER'schen Haufen selbst. Der bedeutende epitheliale Antheil derselben muss erklärt werden. Ist nun die lokale Zunahme der Drüsen ein Folgezustand der Infiltration? Oder suchen die lymphatischen Zellen gewucherte Drüsen auf, etwa um hier ins Darmlumen einzudringen? Dies könnte ja auch ohne die Drüsenwucherungen überall geschehen. Die Frage nach diesem Durchtritt ins Darmlumen hat für diejenige nach der Quelle des lymphatischen Materials nur untergeordnete Bedeutung, denn ersterer Vorgang ist stets denkbar, wie auch die Antwort auf die zweite Frage ausfallen mag.

Die zweite Deutung würde mit den Thatsachen weit besser harmoniren. Eine Stütze wird derselben durch mehrfache andere Befunde zu Theil. In dieser Beziehung ist vor Allem auf die Beobachtungen MAURER's¹ über die entodermale Herkunft der lymphatischen Zellen bei Amphibien zu verweisen. Bedenkt man die außerordentlich primitive Beschaffenheit der Monotremen, welche sich ja auch in dem Verhalten der Milz offenbart, so ist es wohl denkbar, dass hier noch beim erwachsenen Thier die Proliferation lymphatischen Materials vom Darmepithel aus sich vollzieht. Die Beobachtungen über die Beziehungen der lymphatischen Zellen zu den PEYER'schen Drüsen an meinem Objekt sprechen durchaus nicht gegen einen genetischen Zusammenhang derselben, wenn auch ein positives Resultat bei dem mangelhaften Konservirungszustand nicht erzielt werden konnte. Hier dürften jedoch erneute Prüfungen der Befunde, welche RETTERER² und DAVIDOFF³ vom Coecum der Nager schildern, die noch bestehende Lücke ausfüllen.

¹ Morphol. Jahrbuch. Bd. XVI.

² l. c.

³ Archiv f. mikr. Anat. XXIX.

Die Morphologie der Prosobranchier,

gesammelt auf einer Erdumseglung durch die königl. italienische
Korvette „Vettor Pisani“.

Von

B. Haller.

Mit Tafel XVIII—XXI.

IV. Die longicommissuraten Neotaenioglossen.

Anknüpfend an die dritte dieser Studien¹ mögen hier, so weit es das Material der Sammlung mit Hinzufügung noch einigen anderweitig verschafften Materials gestattet, die in der vorigen Studie als longicommissurate Neotaenioglossen aufgeführten Formen bezüglich ihres Baues Erörterung finden. Untersucht wurden von Tritonen: *Triton scabrum* King., *Tr. cancellatum* Lam. und eine *Ranella*. Von letzterer hatte ich nur ein Exemplar, welches ich leider erst nach Zertrümmerung des Gehäuses wahrnahm, zur Verfügung. Ferner wurden von Dolideen untersucht: *Dolium galea* L. und *Cassidaria echinophora* L.; von Strombiden *Rostellaria rectirostris* L., *Strombus gigas* L. und *Str. troglodytes* Lam. Von Pteroceriden konnte ich bloß *Chenopus pes pelecani* L. auf das Nervensystem hin untersuchen.

Bei der Beschreibung will ich mit den ältesten Formen der Longicommissuraten beginnen.

¹ Morphol. Jahrbuch. Bd. XVIII.

A. Tritonen.

Nervensystem.

Die ersten genauen Beobachtungen über das Nervensystem von Triton verdanken wir POLI und DELLE CHIAJE, und wer einmal die schönen und klaren Abbildungen im Atlas zu POLI's *Testacea utriusque Siciliae* gesehen hat, muss sich sehr wundern, dass v. IHERING diesen korrekten Beobachtungen so wenig Aufmerksamkeit geschenkt hat. Ich nehme mit BOUVIER an, dass, falls er dieses gethan und in Folge dessen diese Formen genau untersucht hätte, er bei den Prosobranchiern nie auf die Idee der Orthoneurie hätte kommen können, an der er unverständlicher Weise noch immer festzuhalten scheint¹. Die zwei Abbildungen in POLI's Atlas über Triton und Dolium sind viel zu bekannt, als dass ich mich auf dieselben hier weiter einlassen müsste, darum möchte ich gleich auf die Angaben des letzten Autors über das Nervensystem von Triton und Ranella eingehen. BOUVIER² untersuchte das Nervensystem von Triton variegatum Lam. und Ranella gigantea Lam. und fand das Nervensystem dieser beiden Tritoniden, abgesehen von untergeordneten Unterschieden, in Übereinstimmung. Er fand bei Triton die Cerebralganglien mit einander ganz fest vereinigt, und auch ihre Vereinigung mit den Pleuralganglien war eine so innige, dass nur eine leichte Furche die Grenze markirte. Die Sub- und Supraintestinalkommissur war lang, die erstere jedoch etwas kürzer. Zwischen dem linken Mantelnerven und dem ersten Branchialnerven aus dem Supraintestinalganglion fand er die Verbindung vor. Aus dem linken Pleuralganglion sollen noch zwei Nerven, seine Nn. pariéto-columellaire gauche und columellaire abgehen. Die aus dem Cerebral- und Pleuralganglion abgehenden Kommissuren zu den Pedalganglien sind sehr lang. Die Pedalganglien scheint BOUVIER völlig verkannt zu haben, indem er die hintere Hälfte für die vordere hielt. Aber auch die Abbildung, welche das Nervensystem von Triton darstellt, bezeugt, dass er diese Ganglien nicht genau genug untersucht hat. Er beschreibt oblonge Pedalganglien, welche fest an einander lagern

¹ H. v. IHERING, Giebt es Orthoneuren? Zeitschrift für wiss. Zoologie. Bd. XLV.

² E. L. BOUVIER, Système nerveux etc. des Gastéropodes prosobranches. Ann. des Sciences nat. 7. Serie. Zool. T. III. pag. 187.

und in zwei sehr mächtige Nerven übergehen sollen. Diese mächtigen Nerven erinnerten den Autor sehr an die Fußstränge der Paludina, wie er aber gleich hinzufügt, sind sie unter einander durch keine Kommissuren verbunden. Nun läßt er aber, und gerade hierin liegt der Irrthum BOUVIER's, diese zwei Nerven den Vorderfuß innerviren, während der Hinterfuß von zahlreichen anderen Nerven aus dem Ganglion versorgt wird. Es ist richtig, dass die langen Ganglien mit ihrer Längsachse im Fuße nicht nach hinten gerichtet sind, unrichtig ist aber, dass sie nach vorn gerichtet wären. Sie stehen vielmehr mit ihrer Längsachse senkrecht zur Fußsohle und jene mächtigen Nerven innerviren den Hinterfuß. Die geänderte Lagerung der Pedalganglien erklärt sich aus der Fußbildung der Longicommissuraten. Indem ich BOUVIER's wichtigste hierher bezügliche Resultate aufgeführt habe, gehe ich zu meinen eigenen Beobachtungen über. Zuerst will ich Ranella aufführen, weil nach meiner Ansicht hier etwas primärere Verhältnisse gewahrt sind als bei Triton.

Die mehr breiten als langen Cerebralganglien sind nach außen zu länger als nach innen, wodurch sie eine etwas bohnenförmige Gestalt (Fig. 1 C) erhalten. Die beiden Ganglien lagern medianwärts, wie BOUVIER für die andere Art richtig angiebt, so dicht an einander, dass die Cerebralkommissur äußerlich unsichtbar ist. Aus dem vorderen Rande jedes Ganglions gingen je drei sehr starke Nervenbündel ab: die Nerven des Rüssels und der Buccalmasse, sowie jene des Geschmacksinnes. Außerdem war dem äußeren Bündel auch die Kommissur zu den vorderen Eingeweideganglien angelagert: sie trat an der Endverästelung des Bündels ab, um dann jederseits zu einem vorderen Eingeweideganglion (*veig*) zu gelangen. Letztere waren klein, rund und ihre Nerven verhielten sich ganz so, wie ich sie zahlreiche Male für andere Prosobranchier beschrieben habe. Außer diesen dicken Nervenbündeln gehen aus der oberen Fläche jedes Ganglions drei feinere Nerven ab. Der erste unter ihnen war der Nerv für die Kopfhaut, während von den zwei hinteren einander genäherten der erste der Fühlernerv und der hintere der Augennerv war.

Bezüglich der Länge der Cerebropleuralkommissuren auf beiden Seiten war eine Asymmetrie zu konstatiren. Die auf der linken Seite war lang genug, um deutlich erkennbar zu sein, die rechtsseitige war aber völlig einbezogen, und dem zufolge lagerte das linke Pleuralganglion dem gleichseitigen Cerebralganglion unmittelbar an,

ohne jedoch mit demselben zur Unkenntlichkeit verschmolzen zu sein, vielmehr waren sie gegen einander scharf abgegrenzt. Das linke Pleuralganglion (Fig. 1 *l.pl*) hat eine dreieckige Gestalt. Außer einem Spindelmuskel- (*smn*) und einem Peritonealnerven (*ptn*) verließ ihn noch ein starker linksseitiger Mantelnerv oder Siphonalnerv (*sn*), der später außerhalb der Körperhöhle die bekannte Verbindung (*t*) an das Supraintestinalganglion abgab. Von seiner inneren hinteren Seite trat die Subintestinalkommissur ab (*c.sl*). Die Nerven der linken Nackenhälfte sowie der Penisnerv verhielt sich ganz so, wie er von mir öfter beschrieben ward.

Die Verbindung zwischen dem rechten Pleuralganglion und dem Subintestinalganglion ist recht ansehnlich (π). Aus letzterem tritt der vielbesprochene Mantelnerv (*v*), die Kommissur zu den hinteren Eingeweideganglien (*w*) und ein Spindelmuskelnerv (*smn'*) ab. Die Subintestinalkommissur ist von mäßiger Länge, die Supraintestinalkommissur (*c.sp*) erreicht aber deren zweifache Länge. Hintere Eingeweideganglien habe ich zwei gefunden (*heig*). Ein stärkerer Nerv für den Vorderdarm wird noch (*vddn*) von der rechtsseitigen Kommissur entsendet.

Die beiden Kommissuren zu den Pedalganglien, die Cerebropedal- und Pleuropedalkommissuren (*c, c'*) sind sehr lang und lagern eng an einander.

Ein sehr wichtiges Verhalten zeigen die Pedalganglien. Diese (*P*) haben nicht die kompakte, runde oder ovale Gestalt jener der höheren Prosobranchier, sondern sind äußerst langgestreckt. Dadurch wird unter den longicommissuraten Neotaenioglossen den Tritonen ein höheres Alter eingeräumt werden müssen, indem die Gestalt dieser langgestreckten Pedalganglien noch lebhaft an die Pedalstränge erinnert. Die kommissurale Verbindung zwischen den beiden Pedalganglien beschränkt sich auf deren vordere breitere Hälften. Die Ganglien liegen aber so eng an einander, dass man, ohne sie etwas aus einander zu ziehen, von ihrer Verbindung nichts wahrnimmt. Zieht man sie aber etwas aus einander oder drückt unter der Lupe mit dem Deckgläschen auf das Glycerinpräparat, so wird dieselbe Wirkung erzielt und man erkennt deutlich, dass es sich hier auch äußerlich um keine einheitliche Kommissur handelt. Auf diese Weise erkannte ich drei (Fig. 2) hinter einander lagernde und von einander getrennte Kommissuren. Somit ist es bei *Ranella* noch zu keiner völligen Vereinigung der Pedalkommissuren gekommen.

Das Nervensystem der Gattung Triton, von welcher ich *T. seabrum* und *cancellatum* untersucht habe, ist in jeder Beziehung dem der *Ranella* ähnlich. Ein Unterschied wäre darin gegeben, dass eine äußerlich wahrnehmbare linke Cerebropleuralkommissur bei *T. seabrum* nicht mehr vorhanden ist (Fig. 3). Jedoch finden sich solche bei *T. cancellatum* (Fig. 5 vor. Ferner sind die Pedalganglien, obgleich noch langgestreckt (Figg. 3, 4), schon etwas konzentrierter, was sich insbesondere in der Gedrungenheit des vorderen Abschnittes und darin kund giebt, dass nunmehr nur noch zwei Pedalkommissuren zu beobachten sind.

Die Cerebropedal- und Pleuropedalkommissuren sind im Verhältnis zu jenen der *Ranella* auch etwas kürzer geworden, doch jedenfalls in einem ganz geringen Grade.

Verdauungsapparat.

Die Buccalmasse und der Munddarm sind bei allen untersuchten Formen von geringer Größe (Figg. 24, 30). Der Munddarm setzt sich allmählich verengert in einen zwar engen, aber dickwandigen Vorderdarm fort. Vor Erörterung des Darmrohres möchte ich die Buccaldrüsen besprechen. Bei *Ranella* kann man beobachten, dass die linksseitige Buccaldrüse voluminöser ist als die rechtsseitige (Fig. 24 *bdr*, *bdr'*). Da die Buccaldrüsen weit nach hinten gelegen sind, so sind lange, enge Ausführungsgänge vorhanden. Während wir bei den Prosobranchiern immer einheitliche Buccaldrüsen antreffen, tritt zuerst bei den Longicommissuraten die weit verbreitete Erscheinung der Differenzirung der Buccaldrüsen in zwei bis drei Abschnitte bei den Tritonen auf. Eine Differenzirung der Buccaldrüsen in drei separate Abschnitte beobachtete ich nur bei *Ranella*. Hier sah ich an der rechtsseitigen Buccaldrüse (Fig. 24 *bdr*, Fig. 26 den Ausführungsgang an seinem Ende in drei Äste zerfallen. Jeder dieser Äste begab sich in eine gesonderte und auch dem äußeren Aussehen nach von den anderen verschiedene Drüsenmasse. Die vorderste Drüsenmasse *a*) ist acinös-flockig und von gelbweißem Aussehen. An beiden Drüsen von gleicher Form lagerte sie dem großen Abschnitte der Drüse nach vorn zu innig an (Fig. 24). Der zweite Drüsenabschnitt war von kompakterem Gefüge und von weißer Farbe. In der Form war er an den beiden Buccaldrüsen verschieden. An der rechten Buccaldrüse war er von konischer Gestalt (Fig. 24 *bdr*, *a'*), wobei der Ausführungsgang vom vorderen weiteren Abschnitte

abtrat. Auf der linksseitigen Buccaldrüse war er bedeutend voluminöser (*bdr'*, *a''*) und war von ganz eigenartiger Form. Nach vorn zu verjüngte er sich allmählich in den Ausführungsgang; hinten spaltete er sich in zwei ansehnliche, allmählich sich verjüngende Schenkel, von denen der eine dem inneren konvexen Rande des großen Drüsenabschnittes eng anlagerte, während der andere ganz frei blieb. Die Hauptmasse der ganzen Buccaldrüse bildet der hintere Abschnitt (*b*), eine kompakte Drüsenmasse von wachsartig gelbem Glanze. Sie zerfällt in dicht an einander lagernde konische, ganz einheitliche Lappen. Leider war das Material nicht geeignet, um die einzelnen Abschnitte der Buccaldrüsen auf ihre gewebliche Zusammensetzung zu erforschen.

Bei *Triton scabrum*, wie überhaupt bei der Gattung *Triton*, fehlt der mittlere Abschnitt der Buccaldrüsen. Bei dieser Art sind die Buccaldrüsen langgestreckt und die rechtsseitige ist mächtiger als die linksseitige (Fig. 30). Die Hauptmasse der Drüse bildet der hintere Abschnitt, während der vordere als eine acinöse Masse jener nach vorn zu eng anliegt und mit deren Ausführungsgang gemeinsam in den langen gemeinschaftlichen Ausführungsgang mündet. Bei *Tr. cancellatum* (Fig. 31, 32) sind die Buccaldrüsen mächtiger entwickelt als bei der früheren Art. Die rechte Drüse ist die mächtigere und man kann annehmen, dass die rechtsseitige um ein Drittel voluminöser sei als die linksseitige. Was die Lagerung der Drüsen betrifft, so überdeckt die rechtsseitige Drüse die Vorderdarm Erweiterung von oben und liegt ihr eng an (Fig. 31). Die linke Buccaldrüse lagert links von der rechtsseitigen eng an der Vorderdarm Erweiterung. Ähnlich ist die Lagerung übrigens auch bei *Ranella*. Der hintere mächtige Abschnitt ist ganz kompakt und lässt eben so wenig wie bei der anderen Art äußerlich eine Lappenbildung erkennen. Seiner Unterlage entsprechend zeigt dieser Abschnitt an der rechtsseitigen Drüse an der ventralen Fläche ansehnliche Eindrücke (Fig. 32). Der vordere Abschnitt der Buccaldrüsen bietet auch hier ein acinöses Aussehen und lagert dem großen Abschnitte nach vorn zu unmittelbar an.

Bei *Triton scabrum* waren die Buccaldrüsen so gut erhärtet, dass ihre histologische Untersuchung auf Schnitten anzustellen war. Der vordere acinöse Abschnitt besitzt denselben Bau wie die einheitliche Buccaldrüse anderer Prosobranchier. Die Acini wurden von niedrigen, etwas gekörnten Zellen gebildet, welche einen durch Pikrokarmmin wohl gefärbten Kern (Fig. 33 *B*) von runder Form besaßen.

Dem gegenüber werden die Zellen des hinteren Abschnittes durch dieselben Tinktionsmittel fast gar nicht gefärbt. Die Elemente des Drüsenepitheliums waren vollständig verschieden von jenen des ersten Abschnittes, denn sie erschienen als sehr hohe, äußerst helle Cylinderzellen (Fig. 33 A) mit rundem, basalständigem Zellkerne und stark entwickelter Zellmembran.

Auf die mutmaßliche physiologische Bedeutung der einzelnen Abschnitte der Buccaldrüsen der Longicommissuraten werde ich weiter unten zu sprechen kommen und wende mich nun abermals der Beschreibung des Darmrohres zu.

Auf den erwähnten schlanken, jedoch dickwandigen Vorderdarmabschnitt folgt die Vorderdarmweiterung¹. Diese ist bei *Ranella* von birnförmiger Gestalt (Fig. 24 *vde*), das verjüngte Ende nach hinten zu gerichtet. Bei *Triton* ist ihre Gestalt langgestreckt und etwas sichelförmig gebogen, die konvexe Seite nach rechts gekehrt (Fig. 25). Schon äußerlich erkennt man, dass der Vorderdarmweiterung eine drüsige Eigenschaft zukommt, und es fällt nicht schwer, die vorderste Partie der Vorderdarmweiterung (Fig. 24, 25 *vp*) von der hinteren (*hp*) zu unterscheiden. Die vordere Partie ist nämlich gelblichweiß gefärbt und sehr hart, während die hintere Partie von brauner Färbung und minder hart sich darstellt. Auch die Oberflächen beider Theile sind verschieden, denn während die vordere Partie gewisse Quersfurchen aufweist, zeigt die hintere ein durch die Anordnung der Drüsenläppchen bedingtes netzförmiges Relief. Es hat sich also die Vorderdarmweiterung der Tritonen ähnlich differenzirt, wie wir es im geringeren Grade schon bei den Cypraeen antreffen. Es hat sich nämlich die dorsale Darmwand der ventralen, indifferent gebliebenen gegenüber drüsig differenzirt, was am überzeugendsten auf Querschnitten sich beweisen lässt. Hier zeigt es sich (Fig. 35), dass die obere drüsige Wand (*o*) von der unteren (*u*) durch zwei Falten (*f*), welche medianwärts sich über einander schieben können und histologisch dem ventralen Darmtheile angehören, getrennt sind. Da

¹ Hier sei erwähnt, dass dieser Vorderdarmabschnitt der Prosobranchier von den älteren Autoren als »Proventriculus« aufgeführt wurde. Gestützt auf die vor mehreren Jahren durch GEGENBAUR (Morphol. Jahrbuch. Bd. II) gegebene Definition der einzelnen Darmabschnitte überhaupt und bei den Mollusken auf zahlreiche eigene vergleichende Betrachtungen muss ich eine derartige Auffassung zurückweisen, welche selbst bei neueren Autoren für die Pulmonaten in freilich gar nicht motivirter Weise, Vertretung findet (s. L. H. PLATE, Studien über opisthopneumone Lungenschnecken. Zool. Jahrbuch von J. W. SPENGEL. V. Abth. für Morphologie).

diese Falten jedoch mit einander nicht verwachsen sind. so ist die Abgrenzung nur eine zeitweilige. Diese zwei Längsfalten finden sich überall vor, wo die Vorderdarterweiterung die drüsige Differenzirung einging. Den Cypraeen gegenüber finden wir, dass in der Vorderdarterweiterung der Tritonen in so fern ein höherer Grad der Differenzirung erreicht wurde, als der drüsige Abschnitt abermals in einen vorderen und einen hinteren, histologisch differenten Theil sich weiter entwickelt hat. Letzteres Verhalten finden wir übrigens auch durch die Naticiden vertreten¹, und diese Sonderung erreicht besonders bei den Rhachiglossen einen noch höheren Grad². Was die gewebliche Zusammensetzung der beiden drüsigen Abschnitte betrifft, so wird bei den Tritonen der vordere von hohen, schmalen drüsigen Cylinderzellen gebildet (Fig. 31 *a*). Der oblonge, stark geschrumpfte Zellkern lag in der oberen Hälfte des Zellleibes und das Protoplasma war in dem vorgelegenen Sekretionsstadium am basalen Ende des Zellleibes angesammelt. Außerdem fanden sich in den Zellen zahlreiche helle Kügelchen vor. Der hintere Drüsenabschnitt war hiervon verschieden gebaut und besaß niedrig cylindrische, beinahe kubische Zellen, mit braunen Kügelchen erfüllt und mit einem mittelständigen, kugelrunden Zellkern versehen (Fig. 34 *b*).

Der Vorderdarm setzt sich von der Erweiterung an in einen dünnen Abschnitt fort (Fig. 24 *vd*), der ganz allmählich in den Magen übergeht.

Der Magen gleicht äußerlich jenem der Cypraeen, und ist wie dort von hufeisenförmiger Gestalt, ohne Aussackung; die Vergleichung des Magens der Tritonen mit jenem anderer Prosobranchier wird sich nach Beschreibung des Magens der Dolideen besser durchführen lassen. Äußerlich besteht der Magen der Tritonen aus einem erweiterten linksseitigen Schenkel (Fig. 24 *m*), der in den Vorderdarm übergeht und aus einem rechtsseitigen (*m'*), etwas engeren Schenkel. Bei der Gattung Triton ist der linke Schenkel des Magens nicht so weit wie bei Ranella. Bei Triton cancellatum sind beide Schenkel etwas weiter (Fig. 28) als bei Triton scabrum (Fig. 28), doch sind beide Schenkel bei beiden Arten gleich weit. Wenn wir den Magen zur weiteren Untersuchung seiner Länge nach von oben öffnen, so findet man die durchaus einheitliche Leber (Fig. 24 *L*) mit zwei

¹ S. III. Studie.

² S. I. Studie.

weit aus einander gelegenen Mündungen in den Magen sich öffnen. Die eine dieser Mündungen, bei der Gattung Triton aus drei nahe an einander liegenden Öffnungen bestehend, liegt an der Biegung, d. h. an jener Stelle des Magens, wo seine zwei Schenkel in einander übergehen (Figg. 24, 27, 29 *egg*). Die andere Mündung liegt etwa in der Hälfte der Länge des rechten Magenschenkels in diesem (*hgg*). Erstere wollen wir die vordere, letztere die hintere Lebermündung nennen. Vor der vorderen Mündung liegt eine bei den Prosobranchiern sehr verbreitete Querfalte (Fig. 27 *f*), welche nach vorn zu den rechten Magenschenkel dem linken gegenüber einigermaßen begrenzt. Zwischen beiden Mündungen der Leber zieht an der ventralen Magenwand eine erhöhte Stelle (Fig. 27 *s* hin. die aber von der hinteren Mündung an gegen die vordere zu allmählich verstreicht. Die Bedeutung dieser erhöhten Stelle ist in Ermangelung genügenden Materials auf ihre gewebliche Zusammensetzung unbekannt geblieben. Aus letzterem Grunde weiß ich auch nicht anzugeben, ob und wo innerhalb des Tritonenmagens Magendrüsen vorkommen.

Die Abgrenzung des Magens dem Vorderdarme gegenüber ist schon äußerlich gegeben, und jene gegen das dünne Mitteldarmstück wird durch die stärkere Längsfaltenbildung innerhalb der Schleimhaut des letzteren wohl markiert (Fig. 27 *d*). Der Zustand, dass der ursprünglich einheitliche Lebergang sich in zwei Gänge spaltet und deren Mündungen im Magen weit aus einander zu liegen kommen, ist ein wie bei den Longicommissuraten auch anderweitig anzutreffendes Verhalten.

Der Enddarm ist äußerlich gegen das dünne Mitteldarmstück wohl markiert (Fig. 24 *ed*). Ob eine innerhalb der Darmwand liegende und somit nur histologisch nachweisbare Enddarmdrüse den Tritonen eigen ist, weiß ich nicht sicher anzugeben, jedenfalls fehlt eine solche in makroskopisch wahrnehmbarer Form.

Niere und Geschlechtsapparat.

Während der rechte Lappen der Niere bei *Cypraea* und den brevicommissuraten Neotaenioglossen einen ganz einheitlichen Lappen bildet, ist es für die longicommissuraten Neotaenioglossen charakteristisch, dass er in zwei mit einander zusammenhängende Unterlappen zerfällt. So beschrieb ich diesen Lappen schon vor Jahren bei *Dolium*

galea¹. Diese Differenzirung in zwei Unterlappen beginnt schon bei den Tritonen. Wir finden sowohl bei *Ranella* (Fig. 36) als auch bei Triton (Fig. 37) den großen braunen rechten Lappen durch eine Längsfurche, welche von hinten und links nach vorn und rechts verläuft und in welcher der dünne Abschnitt des Mitteldarmes lagert (*d*), in einen rechtsseitigen (*h*) und linksseitigen (*v*) Nebenlappen getheilt. Diese beiden Lappen hängen vorn in der Nähe der äußeren Nierenöffnung, an jener Stelle, wo die Arterie an den rechten Lappen tritt (Fig. 36 *B*), mit einander eng zusammen. Bezüglich der Histologie habe ich über die Niere nichts mitzutheilen, da sich Alles so verhält, wie ich es zu wiederholten Malen dargestellt habe. Der linke gelbgefärbte Lappen (Figg. 36, 37 *hl*) ist von ansehnlicher Größe, bietet aber sonst das gewöhnliche Verhalten. Der Boden der sackförmigen Niere ist wie bei allen höheren Prosobranchiern frei von Drüsengewebe und stellt eine dünne, mit ihrer Unterlage verwachsene Membran vor. Nach vorn zu befindet sich an demselben die quergestellte spaltförmige äußere Nierenöffnung, und etwa in seiner Mitte die Mündung des Ganges in das Perikard.

Das Verhalten des Geschlechtsapparates ist sowohl bei *Ranella* als auch bei Triton sehr einfach. Das Ovarium ist bei der ersten Gattung von lockerem Gefüge (Fig. 11) als bei Triton (Figg. 43, 44). Der Sammelgang durchzieht seine konkave Seite und der zwischen ihm und dem Uterus gelegene sehr kurze Eileiter (Fig. 11 *el*) mündet in einen mittelgroßen, langgestreckten Uterus (*Ut*). An diesem zieht bei *Ranella* in seiner ganzen Länge nach innen zu als dünner Streifen der indifferente Abschnitt, während die übrigen Wände des Uterus drüsig beschaffen sind. Den histologischen Bau des Uterus konnte ich nicht untersuchen, doch nehme ich nach seiner äußeren Erscheinung gewiss an, dass die drüsige Uteruswand aus dicht an einander liegenden schlauchförmigen Drüsen besteht. Man erkennt nämlich am Uterus in seiner ganzen Länge dieselbe Streifung, wie sie ähnlich bei zahlreichen anderen Prosobranchiern als Ausdruck jener Struktur besteht.

Nach vorn zu endet die drüsige Wand des Uterus plötzlich und dieser geht in ein enges, bald nach außen mündendes Endstück über. Gleich an seinem Beginne mündet in dieses Endstück von links aus ein drüsig dickwandiges, mit seinem Ende nach vorn zu

¹ S. Beiträge zur Kenntnis der Niere der Prosobranchier. Morph. Jahrb. Bd. XI.

gekehrtes Säckchen (*ued*). Dieses mit der Uterusdrüse¹ vieler brevicommissuraten Neotaenioglossen homologe Gebilde stellt offenbar ein drüsig differenziertes Receptaculum seminis dar. Bei *Triton scabrum* ist der Uterus viel länger als bei *Ranella* und besitzt eine ausgesprochen schlauchförmige Gestalt (Fig. 44 *Ut*; auch ist jenes oben erwähnte äußere Relief nicht vorhanden. Gleichwie bei *Ranella* kommt ein drüsenloses Endstück vor, welches aber bei *Triton* mit einer weiten schlitzförmigen Öffnung nach außen mündet. Das drüsige Receptaculum seminis *ued* ist äußerst lang, nicht wie bei *Ranella* nach rechts vom Uterus gelagert, sondern als wurstförmiger dickwandiger Sack, der konkaven inneren Seite des Uterus bis beinahe zu dessen hinterem Ende angeschlossen. Bei *Triton cancellatum* ist der Uterus viel dickwandiger und mächtiger (Fig. 43 *Ut* als bei der vorigen Art. Das drüsige Receptaculum seminis (*ued*) hat zwar dieselbe Lage wie bei *Triton scabrum*, doch ist es wie bei *Ranella* kurz und weit. Auch mündet es etwas weiter nach vorn als bei dieser in dem Endstück des Uterus. Bis auf sein hinteres Stück ist es dickwandig und darum wäre es wohl möglich, dass innerhalb seiner Wandung eine gewebliche Differenzierung stattgefunden hat.

Der Hoden (Fig. 45 *t*) hat mit dem Ovarium die gleiche Form, nur ist er von geringerem Umfange. Der lange Samenausführungsgang ist Anfangs eng, wird aber dann etwas weiter. Seiner Länge zufolge legt er sich in zahlreiche hinter einander und eng an einander gelagerte, gleich große subtile Schlingen *re*. Dieser hintere Abschnitt des Samenausführungsganges setzt sich in dem vorderen geraden Abschnitt fort (*o*), welcher direkt in die Samenrinne (*sr*) mündet. Dieser hintere Abschnitt ist wahrscheinlich drüsiger Natur.

B. Doliden.

Nervensystem.

Das Nervensystem von *Cassidaria echinophora* wurde schon wiederholt beschrieben, und zwar durch v. IHERING², SPENGL³ und

¹ S. III. Studie.

² H. v. IHERING, Vergl. Anatomie des Nervensystems und Phylogenie der Mollusken.

³ J. W. SPENGL, Geruchsorgan und das Nervensystem der Mollusken Zeitschrift für wiss. Zoologie. Bd. XXXV.

nich¹. Abgesehen nun von der Verkenennung der Chiasmoneurie stellt v. IHERING die Cerebralganglien bei *Cassidaria* zu groß dar und die Pedalganglien zu klein. Auch die Cerebropedal- und Pleuropedalkommissuren sind zu kurz dargestellt. SPENGLER giebt eine schematische Abbildung. Ich halte an meiner früheren Beschreibung nach vorgenommener Nachuntersuchung fest, und widme hier abermals dem Schlundring und einigen anderen Theilen des Nervensystems eine von einer Abbildung (Fig. 18) begleitete kurze Darstellung. Die Cerebralganglien (*C*) sind groß und lagern dicht an einander. Die Cerebropleuralkommissuren sind zwar sehr kurz, doch äußerlich immerhin noch sichtbar, wie dieses ja auch v. IHERING richtig angiebt. Die Cerebropedal- und Pleuropedalkommissuren sind zwar im Verhältnisse zu jenen der anderen Longicommisuraten kurz, doch noch recht ansehnlich. Die Commissuren zu den vorderen Eingeweideganglien, sowie die Sub- und Supraintestinalkommissuren sind sehr lang. Das Verhalten des Supraintestinalganglions zum Siphonalnerven ist bei *Cassidaria* manchmal derart, dass daraus ein klares Licht auf die Verbindung zwischen diesem Nerven und dem Ganglion fällt und meine frühere, übrigens auch auf andere ähnliche Fälle gestützte Erklärung bestärkt. Nach dieser liegt hier nur eine Anlagerung zweier Nerven vor, welche Anlagerung aber selbst bei *Cassidaria* bis in das Supraintestinalganglion einrücken kann. In diesem Falle ging der erste Kiemenerv zur Kieme (Fig. 10 *br*'), gab hier einen Ast ab und verband sich dann mit zwei äußerst kleinen Ganglienknoten (*bc*'), aus denen Nerven an die Kieme traten. Der vordere dieser Ganglienknoten setzt sich mit einem feinen Nervenfaden aus dem Siphonalnerven (*sn*) in Verbindung. Auch an dem Geruchsnerven war in so fern eine Anomalie zu beobachten, als der Nerv vor dem Geruchsorgan (*go*) sich in einen kleinen Ganglienknoten einsenkte, aus welchem zwei feine Nerven zum Geruchsorgan traten.

Das Nervensystem von *Dolium galea* ist sonderbarer Weise, ob schon es bei der Größe und Zugänglichkeit des Thieres leicht zu untersuchen ist, seit POLI's trefflicher Beschreibung und Abbildung nicht genauer untersucht worden. BOUVIER giebt bloß eine ganz kurze Beschreibung ohne Abbildung. Er hat dieses Nervensystem nur flüchtig untersucht und ich bin überzeugt, dass er nach eingehenderer Prüfung seine Angaben in manchen Punkten ändern würde. So giebt er irrthümlich an, dass die Cerebralganglien durch

¹ Denkschrift. der Wiener Akademie. Math.-naturwiss. Klasse. Bd. XLV.

eine kurze und breite Kommissur mit einander und dass die Pleuralganglien durch äußerlich sichtbare Kommissuren mit den Cerebralganglien verbunden seien.

Nach meiner Beobachtung kommt bei *Dolium galea* ein zur Zeit unter den Prosobranchiern einzig dastehendes Verhalten vor, indem das Pleuralganglion mit dem Cerebralganglion zu einer einheitlichen Ganglienmasse verschmilzt, ohne dass eine seichte Furche die Grenzen der beiden Ganglien kennzeichnet. Medianwärts stoßen die beiderseitigen cerebropleuralen Ganglienmassen (Fig. 12 *C+p*) unmittelbar an einander, aber ihre Grenze wird durch eine mediale Furche wohl markiert. Es fehlt somit eine äußerlich sichtbare Cerebralkommissur. Aus jeder cerebropleuralen Masse treten folgende Nerven beziehungsweise Kommissuren ab. Zu hinterst tritt die Pleuropedalkommissur (*c.pig*) und über dieser die Cerebropedalkommissur (*c.cp*) ab. Über ihnen gelegen, verlässt die rechtsseitige Ganglienmasse die Verbindung (π) zum Subintestinalganglion und gleich vor derselben die Supraintestinalkommissur (*c.sp*). Linkerseits tritt an gleicher Stelle die Subintestinalkommissur (*c.sb*) ab. Rechterseits sehen wir vor den Kommissuren die beiden Penisnerven (*s. g*), denen linkerseits bloß ein schwacher Nerv (*k*) entspricht, welcher dieselbe Gegend zu innervieren hat, aus welcher rechterseits der Penis sich entwickelte. Gleich vor diesem Nerven tritt der mächtige Siphonalnerv (*sn*) ab, welcher die bekannte Verbindung (*f*) mit dem Supraintestinalganglion eingeht. Bis zu dieser Stelle reicht dorsalwärts der Bezirk der Pleuralganglien.

Aus dem cerebralen Theile der Ganglienmassen treten, dorsalwärts neben einander liegend, der Fühler- und der Sehnerv (*5. 6*) ab. Vor und etwas ventralwärts von diesen verlässt das Ganglion der Rüsselmuskelnerv (*4*) und der Kopfhautnerv (*7*). Aus der vorderen Seite der cerebralen Partie tritt in Form eines mächtigen Bündels (Fig. 12, 13 *1. 2'*) der Nerv der Buccalmasse ab. Dieser sowohl wie auch ein mächtiges Nervenbündel aus der ventralen Seite des cerebralen Ganglionabschnittes, der den Rüsselhautnerven darstellt und außerdem noch die Kommissur zu den vorderen Eingeweideganglien in sich fasst, ziehen lateralwärts, dem Darne angelagert und eng an einander liegend, im Rüssel nach vorn. Das letzte Nervenbündel verhält sich, nachdem es während seines Verlaufes feine Nerven an die Haut abgegeben, an der Buccalmasse angelangt, folgendermaßen. Ein Endast (Fig. 13 α, α') tritt an die Lippengegend und zwei andere (β, β') treten in die Mundhöhlenwand, der innere

davon versorgt auch die Radulascheide. Gleich neben dem Nerven der Lippengegend tritt die äußere (c' , c'), und zu innerst von den zwei Nerven die Mundhöhle, die innere Kommissur ($c.c$) zu den vorderen Eingeweideganglien (*v.eig*) ab, so, dass diese Ganglien somit hier je zwei Kommissuren besitzen (Fig. 14 $c.c'$)¹.

Zwischen den zwei mächtigen Bündeln aus dem ventralen Theile treten jederseits noch zwei feinere Nerven (Fig. 12 r , r') ab, welche den Darm versorgen. Die beiden inneren dieser Nerven besitzen unter einander eine Querverbindung.

Die Sub- und Supraintestinalkommissuren sind von gleicher und sehr ansehnlicher Länge (Fig. 12 *csb.csp*). Das Supraintestinalganglion von ovaler Form, giebt erstens die linke Kommissur zu den hinteren Eingeweideganglien (t), dann einen Branchialnerven (bn) und den Nerven des Geruchsorgans (ct) ab. Das Subintestinalganglion hat eine dreieckige Form ($g.sb$). Von seiner rechtsseitigen Fläche gehen zahlreiche Nerven ab; so einer, der die Uterusgegend im Mantel und auch diesen innervirt (v), und zwei andere (smn' , smn), welche Spindelmuskelnerven darstellen.

Hintere Eingeweideganglien giebt es zwei, welche ziemlich weit aus einander liegen (Fig. 15) und von denen das rechtsseitige das mächtigere ist. Aus ihm treten ein Genitalnerv (gn , fast neben ihm ein Nierennerv (nn) und ein mächtiger Darmlebernerv (dn) ab. Letzterer geht mit dem Nierennerven eine Verbindung ein. Aus dem linksseitigen Ganglion treten Darmnerven (dn') und feine Äste zur Herzkammer ab. Der Vorhof erhält seine Innervirung, wie überall bei den Prosobranchiern, aus dem Supraintestinalganglion auf dieselbe Weise, wie ich es für die Rhipidoglossen und Murex ausführlich beschrieben habe.

Wie schon erwähnt, sind die Pleuropedal- und Cerebropedalkommissuren äußerst lang. Auf der rechten Seite sind diese Kommissuren bedeutend länger als auf der linken. Hieraus resultirt, dass, während die Pedalganglien ganz symmetrisch median im Körper lagern, die Cerebropleuralmasse, nach links verschoben, der Darmwand anliegt (Fig. 12). Die dorsale Kropfbildung am Vorderdarm bedingt die gesammte Erscheinung.

Die Pedalganglien (P) sind durchaus konzentriert und erinnern

¹ Zwei Kommissuren zu den vorderen Eingeweideganglien werden meines Wissens nur noch für *Janthina* von v. IHERING angegeben (s. Nervensystem und Phylogenie der Mollusken).

durch nichts an Pedalstränge. Lateralwärts sind sie etwas eingeschnitten, so dass man an ihnen einen vorderen und einen hinteren Abschnitt unterscheiden kann. Ihre Nerven sind ziemlich gleich stark bis auf den hintersten, welcher eine auffallende Mächtigkeit besitzt (Fig. 12 *a*, *a'*). Diese mächtigen Nerven bestehen jedoch ausschließlich aus Längsfasern, enthalten durchaus keine Ganglienzellen und sind somit mit hinteren Resten von Pedalsträngen nicht zu verwechseln. Die Otocysten (*oc*) lagern den Pedalganglien an.

Verdauungsapparat.

Der Darmkanal von *Cassidaria echinophora* beginnt mit einer von oben nach unten gerichteten spaltförmigen Mundöffnung (Fig. 41") und einem nicht allzu weiten Munddarme. Dieser engt sich hinter der Buccalmasse etwas ein, um gleich darauf in einen weiten Abschnitt (*oe*) sich fortzusetzen. Nach hinten zu wird letzterer allmählich enger und geht in die Vorderdarmverweiterung *ede* über. Dieser besteht aus einem linksseitigen Darmtheil und einem rechtsseitigen Drüsentheil, von welchen es mir jedoch unbekannt blieb, ob er jene Differenzirung der Tritonen etc. besitzt. Der nun folgende Vorderdarm geht in den Magen über, welcher in der äußeren Form, ähnlich jenem der Tritonen, auf der Leber gelegen ist (Fig. 41).

Er besteht aus einem linksseitigen und einem rechtsseitigen Schenkel. Als ich vor mehreren Jahren diese Beobachtungen über *Cassidaria* anstellte, unterließ ich leider, den Magen von seiner inneren Fläche aus zu untersuchen, und weiß darum nicht anzugeben, ob die unpaare Leber, wie es nach dem bei anderen nahestehenden Formen bekannt Gewordenem sehr wahrscheinlich ist, zwei Mündungen in den Magen besitzt. Äußerlich betrachtet, kenne ich bloß den vorderen Lebergang, bei der nahen Verwandtschaft mit *Dolium* ist aber anzunehmen, dass ein zweiter, hinterer Lebergang sich vorfindet und es fragt sich nur, ob die Verhältnisse der Mündung dieses Ganges denen der Tritonen oder jenen von *Dolium* sich gleichstellen werden.

Der dünne Mitteldarmabschnitt geht in den weiteren Enddarm (*ed*) über. Eine Enddarmdrüse blieb mir unbekannt.

Die Buccaldrüsen bestehen auch bei *Cassidaria* aus einem hinteren (Fig. 41 *b* und einem vorderen (*a*) Abschnitte. Letzterer ist zwar etwas kompakt, doch lässt sich der acinöse Bau schon äußerlich deutlich erkennen. Der hintere Abschnitt ist weiß glänzend,

selbst in frischem Zustande sehr hart, mit noch erkennbarem acinösen Baue.

Die Darmverhältnisse von *Dolium galea* blieben bis auf die Buccaldrüsen bis jetzt unbekannt. Bekanntlich wurde die in zwei Partien erfolgte Differenzirung der Buccaldrüsen zuerst bei *Dolium galea* erkannt. TROSCHEL¹, der Entdecker dieses Verhältnisses, fand, dass das Drüsensekret zu beträchtlichem Theile aus freier Schwefelsäure bestehe. Nur der vordere acinöse Abschnitt sollte absondern, während der hintere, schwammige, im Inneren von vielen Membranen und Balken durchzogene und von einer glänzenden, sehnig aussehenden Haut, welche auch Muskelfasern enthalten soll, überkleidete Abschnitt bloß als Reservoir für das Sekret diene. Auch KEFERSTEIN² vertrat diese Ansicht, welcher ich mich für *Dolium galea* nicht anschließen kann, noch weniger für die übrigen Formen (*Tritonen*, *Cassidaria*).

Die Abbildung, welche KEFERSTEIN³ von den Buccaldrüsen des *Dolium galea* giebt, entspricht nicht ganz dem Sachverhalte. Nach meinen Beobachtungen sind die Buccaldrüsen bei keiner der anderen Formen so mächtig entwickelt wie bei *Dolium galea*; die rechte Drüse ist mächtiger als die linke. Beide lagern nicht nur fest an einander, sondern die rechtsseitige überdeckt auch etwas die linksseitige Drüse. So liegen sie dem Darne eng an und bieten an ihrer ventralen Seite den verschiedenen Vorderdarmabschnitten entsprechende Eindrücke (Fig. 46). Jede Drüse besitzt einen vorderen acinös gebauten und diesen Bau auch äußerlich verrathenden Abschnitt (*a*), von kompakterem Gefüge wie bei anderen Formen, und einen mächtigen hinteren, sackförmigen Abschnitt (*b*). Der lange Ausführungsgang (Figg. 38, 39 *bdg*, *bdg'*) mündet jederseits rechts von der Radula (Fig. 39 *π*), doch ist dabei die dorsale Lage der Mündungen nicht zu verkennen. Den vorderen acinösen Drüsenabschnitt durchsetzend, nimmt der Ausführungsgang dessen Drüsengänge auf (Fig. 48); dann tritt er aus diesem Abschnitt heraus und öffnet sich in den Hilus des sackartigen hinteren Abschnittes (Figg. 46, 47 *r*). Auf dickeren Querschnitten (Fig. 47) erkannte ich, dass dieser Abschnitt aus einem dorsalen drüsigen Theil (*d*) und einem ventralen Reservoir besteht, in welches die radiär gestellten Drüsen-

¹ F. H. TROSCHEL, Über den Speichel von *Dolium galea*. (Mit einer chem. Analyse von C. BOEDECKER.) Monatsberichte der Berliner Akademie. 1854.

² BRONN's Klassen und Ordnungen.

³ l. c. Tab. LXXXVII. Fig. 5.

schläuche des ersteren münden. Das Reservoir lässt sich auch an Totalpräparaten (Fig. 46 links darstellen. Bei der Gattung Triton, wo der hintere Drüsenabschnitt dem von Dolium am ähnlichsten gebaut ist, findet sich, wie wir sahen, noch kein Reservoir und somit scheint Dolium in dieser Hinsicht den höchsten Grad der Ausbildung zu repräsentiren.

Das Drüsengewebe des hinteren Drüsenabschnittes wird von Fasern durchzogen und die Oberfläche ist weiß glänzend, wie TROSCHEL und KEFERSTEIN richtig angeben. Ob es sich hier um Muskelfasern handelt, kann ich nicht sicher angeben, doch glaube ich es mit TROSCHEL und KEFERSTEIN annehmen zu dürfen.

Bezüglich der Funktion der Buccaldrüsen aller jener Langicommisuraten, denen eine zweifache (Cassidaria, Cassis, Triton) oder geradezu dreifache (Ranella) Sonderung der Drüsen zukommt, glaube ich, dass dieselbe gleich jener bei Dolium sein wird. Der histologische Bau giebt Grund zur Annahme, dass der vordere Drüsenabschnitt eine der Funktionen beibehält, welche der ganzen einheitlichen Buccaldrüse der übrigen Prosobranchier zukam. Der hintere, aus einer Arbeitstheilung hervorgegangene Abschnitt würde unter anderen Bestandtheilen hauptsächlich die freie Schwefelsäure produciren. Dieses Verhalten überrascht uns nicht, wenn wir uns vergegenwärtigen, dass Spuren von Schwefelsäure bereits bei Prosobranchiern, wie zahlreichen Murexarten durch PANCERI¹ beobachtet wurden, bei welchen nur eine einheitliche Buccaldrüse zu finden ist. Der höchste Sonderungsgrad des Schwefelsäure producirenden Abschnittes ist bei Dolium galea eingetreten, und nur bei dieser einzigen Form kam TROSCHEL zur Beobachtung, dass eine auf größere Strecken mögliche Ausspritzung der Schwefelsäure erfolgen kann. Bei den Gattungen Triton, Cassis und Cassidaria, wo PANCERI die Absonderung freier Schwefelsäure in größeren Mengen beobachtete, erreicht der die Schwefelsäure producirende Abschnitt der Buccaldrüsen zwar eine große, jedoch keine so große Mächtigkeit wie bei Dolium galea. Bei Cassidaria und Ranella ist dieses Verhalten morphologisch nicht so weit gediehen, und mit Hinblick auf den Bau möchte ich bezweifeln, dass Schwefelsäure ausgespritzt werden kann. Dieser Befund wie auch der von PANCERI hervorgehobene Umstand, dass in das Wasser ausgespritzte Schwefelsäure durch die

¹ P. PANCERI, Gli organi e la secrezione dell' acido solforico nei Gastropodi. Atti della Accademia dell sc. fis. Napoli. Tom. III.

sefortige Verdünnung für den Angreifer unschädlich würde, machen die Annahme TROSCHEL's, dass die freie Schwefelsäure zur Vertheidigung diene, hinfällig. Die richtige Erklärung für das Auftreten der freien Schwefelsäure bei marinen Gasteropoden überhaupt hat vielmehr SEMON¹ gegeben. Derselbe hat gerade bei denjenigen Formen, bei welchen nächst Dolium der Schwefelsäure producirende Abschnitt der Buccaldrüsen am mächtigsten entwickelt ist, beobachtet, dass diese Thiere Seesterne von ganz enormer Größe und Holothurien verzehren können. Nach seiner Meinung bilden diese beiden Echinodermen geradezu die Hauptnahrung von Triton und Dolium. SEMON kommt nun zu dem gewiss richtigen Ergebnis, dass die große Produktion von freier Schwefelsäure bei Dolium und Triton zur theilweisen Zerstörung des kohlen sauren Kalkskelettes jener Echinodermen verwendet wird und dadurch zur Bewältigung der Beute dient.

Wie PANCERI für *Murex* es plausibel macht, dürfte bei zahlreichen, hauptsächlich Mollusken mit harter Schale erbeutenden Rauschnecken eine geringe Ausscheidung von freier Schwefelsäure in den Buccaldrüsen bestehen. Diese Formen mit einheitlicher Buccaldrüse und geringer Schwefelsäureabsonderung dürften diese letztere lediglich beim Anbohren der Schalen ihrer Beute benutzen, und darin scheint SIMROTH² Recht zu haben. Eine histologische Differenzirung der Drüsenzellen, wie sie in einer einheitlichen Buccaldrüse meines Wissens nur bei *Valvata piscinalis* durch F. BERNARD³ beobachtet ward, und die daraus hervorgegangene Arbeitstheilung, welche zwei verschiedene Drüsenabschnitte auftreten lässt, findet sich nur bei jenen Formen, deren Hauptnahrung Echinodermen bilden⁴. Es würde somit

¹ R. SEMON, Über den Zweck der Ausscheidung von freier Schwefelsäure bei Meeresschnecken. *Biolog. Centralblatt*. Bd. IX. pag. 80.

² H. SIMROTH, Bemerkungen zu Herrn SEMON's Aufsatz über die Ausscheidung freier Schwefelsäure bei Meeresschnecken. *Biologisches Centralblatt*. Bd. IX. pag. 287.

³ F. BERNARD, *Recherches sur Valvata piscinalis*. *Bull. Sc. de la France et de la Belgique*. Tom. XXII. pag. 273.

⁴ Nach der Angabe M. J. POIRIER's (*Recherches anatomiques sur l'Halium priamus* Risso. *Bull. Soc. malac. de France*. 1885) kommen bei *Halium priamus*, einem nach meiner Meinung im Aussterben begriffenen rhachiglossen Übergangsgliede zwischen den älteren Muriciden und den jüngeren Bucciniden, zwei Paar Buccaldrüsen vor. Das vordere Paar ist von acinösem Baue mit langem Ausführungsgange, wie dieses bei den Rhachiglossen überall sich vorfindet. Das hintere Paar besitzt gleichfalls lange Ausführungsgänge, ist jedoch nicht mehr von acinösem Baue, sondern die Drüsen sind von länglich birnförmiger Gestalt. Der Autor wirft die Frage auf, ob das Sekret dieses hinteren Drüsenpaares

die Produktion von freier Schwefelsäure zu Verteidigungszwecken nicht in Anspruch zu nehmen sein.

Wenden wir uns zum eigentlichen Darmkanale und seinem Drüsenapparate, so treffen wir die Mundöffnung von *Dolium galea* als eine weite, schlitzförmige, vertikale Spalte (Fig. 38 *mö*). Von unten wird sie von einer äußerst muskulösen, weit vorspringenden Unterlippe (*ul*) begrenzt, und zwei mächtige, an ihren äußeren vorderen Rändern frei vorspringende Kiefer (Fig. 39 *kf*) begrenzen sie nach unten und hinten. Dorsalwärts verlängert sich die Mundöffnung nach hinten, doch ist nun hier die äußere Haut zu keiner Lippe verdickt und nur die Schleimhaut bildet nach innen zu eine dicke wulstartige Umwallung (*n*). Dieser Wulst ist dem Anscheine nach drüsiger Natur, doch blieb mir sein feinerer Bau wie jener des ganzen Darmkanales an Mangel brauchbaren Materials unbekannt. Der auf der mächtigen Buccalmasse gelegene Munddarm ist sehr weit und der darauffolgende Ösophagus behält diesen Zustand bis zur Vorderdarterweiterung. Er zeigt an seiner dorsalen Wand zwei Aussackungen, von denen die von unten nach oben gerichtete vordere (Figg. 38, 39 *t*) sehr mächtig ist. Die hintere Aussackung beginnt gleich hinter der vorderen und endet vor der Vorderdarterweiterung mit einem Blind sack (*as*). Wie bekannt, ist die Radula sehr kurz und ihre Scheide dickwandig.

Die Vorderdarterweiterung besitzt eine drüsige, vorn breitere, nach hinten allmählich verschmälerte dorsale Wand (Figg. 38, 39 *dw*), welche unzweideutig der großen unpaaren Vorderdarmdrüse der übrigen höheren Prosobranchier entspricht, während die ventrale Wand an ihrer vorderen Hälfte zu einem äußerst weiten Sack (Fig. 39 *au*) ausgedehnt ist. Vor der Vorderdarterweiterung befindet sich ventral eine eigenthümlich gestaltete unpaare mächtige Drüse, welche (Figg. 38, 39 *ul*) von länglicher Form und kompakter Beschaffenheit ist. Ihr langer Ausführungsgang wird äußerlich von gallertartigem, in Essig-

wohl giftiger Natur sei, oder bloß freie Schwefelsäure secernire, wie der hintere Buccaldrüsenabschnitt von *Dolium*. Die Frage wird in Betracht des Umstandes, dass POIRIER nur ein einziges Exemplar dieses äußerst seltenen Prosobranchiers zur Untersuchung hatte, nicht beantwortet. Ist nun POIRIER'S Befund bezüglich der doppelten Buccaldrüsen bei *Halia* richtig, was in Anbetracht der vorzüglichen Beobachtungsgabe des Autors ich zu bezweifeln keinen Grund habe, so ist nach dem oben Mitgetheilten dieses Verhalten nur dadurch erklärbar, dass hier die Arbeitstheilung der Buccaldrüsen sich nicht bloß auf die Abgrenzung beider Drüsenheile, sondern auch auf deren Ausführungsgänge fortsetzte und zu einer gänzlichen Trennung der Drüsen führte.

säure quellbarem Bindegewebe umhüllt, und mündet vor der ventralen Aussackung der Vorderdarmweiterung in den Ösophagus. Zwei starke Längsfalten der Schleimhaut, welche oberhalb der Radulascheide beginnen (Fig. 39 a), ziehen bis zur Mündungsstelle dieser unpaaren Drüse, und hinter ihr in einander übergehend, schließen sie jene Mündung nach hinten zu ab. Diese beiden Längsfalten der Schleimhaut können mit ihren Rändern sich über einander legen und den unter ihnen gelegenen Darmtheil der ganzen Länge nach von dem oberen Darmraum zeitweilig vollständig abschließen. Auf solche Weise kann das Sekret jener unpaaren Darmdrüse gar nicht in den verdauenden Darmtheil gelangen, sondern wird in jener zeitweilig abschließbaren Rinne nach vorn zur Radula geleitet. Diese Rinne war schon DELLA CHIAJE, QUOY, GAIMARD und KEFERSTEIN bekannt, doch haben sowohl DELLA CHIAJE als auch KEFERSTEIN sie vollständig verkannt. Sie fassen es nämlich als eine Darmaussackung auf, welche nach hinten in einen Divertikel endete, worunter sie wohl die unpaare Drüse verstanden haben mochten. Diese »Längstasche« aber wie das Divertikel sind nicht leer, sind keine Erweiterungen des Lumens der Speiseröhre, sondern werden völlig ausgefüllt von einer gallertigen zähen Masse, die wie ein Längswulst in die Speiseröhre vorspringt und ihr Lumen zu einem ringartigen Spalt verengt¹. Nach diesem Citat erleidet es keinen Zweifel (auch die Beschreibung QUOY's und GAIMARD's spricht dafür), dass jene gallertige Masse das Sekret der Drüse sei. KEFERSTEIN nennt jene Rinne das »DELLA CHIAJE'sche Organ«.

Die unpaare Drüse am Ösophagus würde somit eine gallertige Masse secerniren, welche nicht zur Verdauung verwendet wird, sondern durch die Mundöffnung nach außen gelangt. Das Sekret dürfte in ähnlicher Weise wie die freie Schwefelsäure Verwendung finden, d. h. beim Ergreifen und Genießbarmachen der Beute. Mit dieser unpaaren Drüse von *Dolium galea* ist offenbar jene an der gleichen Stelle gelegene von *Voluta* zu homologisiren. In der großen Abtheilung der Taenioglossen finden wir unter jenen, die ein ausgesprochen räuberisches Leben führen, homologe Gebilde mannigfaltiger Art. Wir wissen, dass die Vorderdarmweiterung mit drüsigen Wänden, wie von mir im zweiten Theile dieser Studien bei *Cypraea* beschrieben ward, bei Raubschnecken vorkommt, während Formen, welche allmählich sich an omnivore oder geradezu vegeta-

¹ BRONN's Klassen und Ordnungen. Mollusken. pag. 954.

bilische Nahrung gewöhnt und nachweislich das Raubleben aufgegeben haben, die Vorderdarmweiterung sich rückbildet. Hierfür brachte ich im dritten Theile dieser Studien ein gutes Beispiel. Ich zeigte, dass, während die nächsten Verwandten der Calyptraeen, die Naticiden, eine drüsige Vorderdarmweiterung besitzen, diese bei ersteren, die kein räuberisches Leben mehr führen, sich zum größten Theile rückbildete. Wir haben somit allen Grund zur Annahme, dass die drüsige Vorderdarmweiterung mit der exklusiven Fleischnahrung in irgend einem Zusammenhange steht. Bei den Cypraeen, diesen Mitgliedern der Architaenioglossen, ist die drüsige Wandung der Vorderdarmweiterung ganz einheitlich, das heißt, es kommt innerhalb jener drüsigen Wandung zu keiner weiteren drüsigen Differenzirung. Von hier aus beginnt nun sowohl bei den brevi- wie den longicommissuraten Neotaenioglossen, wie ich es für erstere bei *Natica* im dritten Theile dieser Studien und für letztere für die Tritonen in vorliegender Studie gezeigt habe, eine Differenzirung innerhalb der drüsigen Wand der Vorderdarmweiterung. Diese tritt bei beiden Abtheilungen am vorderen Ende der Vorderdarmweiterung auf. Bei den Rhachiglossen endlich geht diese Differenzirung so weit, dass aus der Vorderdarmweiterung sich die große Vorderdarmdrüse herausbildet und aus dessen vorderem Ende die kleine Vorderdarmdrüse, welche bei *Murex radix* gerade eine große Selbständigkeit besitzt. Mit dieser kleinen vorderen Vorderdarmdrüse der Rhachiglossen möchte ich die unpaare Vorderdarmdrüse vor der Vorderdarmweiterung von *Dolium galea* vergleichen, dessen phyletische Differenzirung bei jenen Formen Schritt für Schritt verfolgt werden konnte. Hierher gehört, wie ich schon mittheilte, auch die unpaare Vorderdarmdrüse von *Voluta*: sie alle sind offenbar homologe Gebilde.

Für die Analogie oder die physiologische Gleichheit dieser Drüsen sprechen anatomische Vorrichtungen, welche ihre Funktion einigermaßen erklären. Mit *Cypraea* beginnend, wo diese Verhältnisse eine ganz auffallende Entwicklung erreichen können, habe ich bei denjenigen Formen, welche noch eine gemeinsame Vorderdarmweiterung besitzen, wie die Naticiden und Tritonen, Einrichtungen gefunden, welche dazu berufen sind, das Sekret der drüsigen Vorderdarmweiterung wenigstens theilweise nach vorn in die Mundhöhle zu leiten. Von dieser Einrichtung finden sich auch dort noch Rudimente, wo die Vorderdarmweiterung eine Rückbildung eingeht, wie bei den Calyptraeen und, wenn wir der weiteren Beschreibung vorgreifen,

bei den Strombiden. Diese Einrichtung besteht, wie von mir beschrieben, aus zwei parallelen Längsfalten der lateralen Ösophaguswand, die, hinter der Radularscheide beginnend, bis zum hinteren Ende der Vorderdarmweiterung reichen und durch Übereinanderlagerung ihrer Ränder den Vorderdarm bis zum hinteren Ende der Vorderdarmweiterung in einen oberen und unteren Kanal zu theilen im Stande sind. Ich muss gestehen, dass ich diese Einrichtung früher nicht gehörig würdigte, jetzt aber ihre Bedeutung zu verstehen glaube. Diese Einrichtung ist dazu bestimmt, das Sekret der drüsigen Wand der Vorderdarmweiterung theilweise nach vorn in die Mundhöhle zu leiten. Ich sage theilweise oder zeitweise. Zur näheren Aufklärung des physiologischen Thatbestandes aus dem vergleichend-anatomischen Verhalten nehme ich Folgendes an. Die drüsige Wand der Vorderdarmweiterung der Cypraeen, ja vielleicht eine und dieselbe ihrer epithelialen Fläche, scheidet zu verschiedenen Zeiten zweierlei Sekrete ab, von welchen das eine zur Verdauung dient und das andere, ähnlich wie die freie Schwefelsäure, bei der Bewältigung oder auch der Zubereitung der Beute dient. In welcher Weise dieses geschieht, ist freilich schwer zu bestimmen. Die Absonderung der beiden Sekrete könnte, wie gesagt, zu verschiedenen Zeiten erfolgen. Zuerst mag die Drüse bei der Vorbereitung der ergriffenen Beute zur Aufnahme in den Darmkanal thätig sein, indem sie das zu jener Arbeit erforderliche Sekret liefert. Dann würden sich die Ränder der beiden Längsfalten des Vorderdarmes schließen und dieses Sekret würde durch den so entstandenen Kanal nach vorn in die Mundhöhle befördert. Zur Zeit der beginnenden Nahrungsaufnahme würden die Drüsenzellen in ihre andere sekretorische Thätigkeit treten und das Sekret zur Verdauung abgeben, wobei die vorher geschlossene Rinne sich wieder öffnet.

Bei höheren Ansprüchen an diese Thätigkeit beginnt eben die Differenzirung innerhalb der Drüse selbst und es entstehen durch die erfolgte Arbeitstheilung zweierlei Zellen mit verschiedenen Funktionen innerhalb der drüsigen Wand der Vorderdarmweiterung, welche sich schließlich in zwei Gruppen sondern. So differenzirt sich die vordere kleinere Hälfte der Vorderdarmweiterung für die Vorbereitung der Beute zur Aufnahme in den Darmkanal und die hintere größere Hälfte für die eigentliche Verdauungsthätigkeit. Diese Differenzirung geht endlich so weit, dass beide Abtheilungen der Vorderdarmweiterung in zwei diskrete Drüsen sich theilen (Rhachiglossen)¹.

¹ Sowohl hierin als auch in der Differenzirung der Niere bei den Proso-

Auch bei *Dolium galea* hat obiger Zustand stattgefunden, jedoch mit dem Unterschiede, dass die Vorderdarterweiterung nur in ihrem vorderen Theile zu einer separirten Drüse sich herausbildete, während der verdauende Abschnitt bis zu einem gewissen Grade gleich blieb und nur zur Vergrößerung der verdauenden Fläche eine Aussackung hervorbrachte.

Ähnlich werden sich wohl auch die Verhältnisse bei den Toxiglossen erklären lassen, wo jedoch diese Sonderung¹ zu Ungunsten des verdauenden Abschnittes stattfand, und mit der Entfaltung der sogenannten Giftdrüse endete.

Zu den übrigen Darmverhältnissen von *Dolium galea* übergehend, finden wir die Schleimhaut des Vorderdarmes bis etwa zur Hälfte der hinteren dorsalen Aussackung in hohe Längsfalten gelegt, welche vielfache Fortsätze besitzen (Fig. 39). Von dieser Gegend angefangen, hören aber diese Längsfalten plötzlich auf und die Schleimhaut besitzt nur niedrige und feine Längsfältchen. Diese Längsfältchen werden in der Vorderdarterweiterung immer mächtiger und erhalten sich in dieser Weise bis zum Magen.

Der hinter der Vorderdarterweiterung gelegene Vorderdarm (Fig. 38 *d*) ist äußerst kurz, verengert sich gegen sein Ende allmählich, um dann in den Magen überzugehen. Dieser ist äußerlich jenem der Tritonen sehr ähnlich und besteht anscheinend aus einem linken und einem rechten Schenkel Fig. 38 *ml*, welche in Form einer Schlinge der Leber (*L*) auflagern. Diese Mitteldarmschlinge entspricht morphologisch keineswegs jener der Tritonen und die Ähnlichkeit ist, wie wir sehen werden, nur eine äußerliche.

Öffnen wir den Mitteldarm dorsal seiner Länge nach, so erkennen wir Folgendes. Der Vorderdarm geht nach einer ganz unansehnlichen, nach rechts gelegenen Schlingenbildung (Fig. 38 *?*) in den Mitteldarm über, und an dieser Stelle besitzt letzterer eine ansehnliche Aussackung (Fig. 38 *aus*). Diese Aussackung, welche ich die cardiale nennen möchte, besitzt im Verhältnisse zu ihrem Lumen eine etwas engere Mündung Fig. 40 *aus*. Oberhalb derselben befindet sich nach vorn zu eine Querfalte (*ff*). Die Längsfaltung der Schleimhaut setzt sich nicht auf die cardiale Aussackung fort, sondern zieht beiderseits sowie dorsal der Magenwand entlang und lässt

— — — — —
 iranchiern finden sich für die allmähliche phyletische Entwicklung der Arbeitstheilung sehr lehrreiche Fälle.

¹ Nach v. IHERING und BOUVIER würden die Toxiglossen sich an die Rhachiglossen anschließen.

die ventrale Seite des linken Schenkels der Mitteldarmschlinge frei. Diese von Längsfalten freie Ventralseite Fig. 40 o) besitzt dickere Wandung und ihre Schleimhaut ist in sehr feine Querfalten gelegt. Nachdem der linke Schenkel in den rechten umbog, löst sich die Längsfaltung des Mitteldarmes allmählich auf Fig. 40.

Die unpaare Leber besitzt auch hier zwei Gänge und somit auch zwei Mündungen [Figg. 38, 40 *egg.lgg.*]. Die vordere liegt etwas vor und links von der hinteren, beide sind also nicht von einander entfernt. Sie liegen beide am inneren Rande der Längsfaltung und somit jederseits lateral von der Grenze an der ventralen Wand (Fig. 40).

Nach dem Mitgetheilten ist klar, dass der Magen von *Dolium galea* oberhalb der genannten Querfalte bei der Einschnürung beginnt, und mit der Längsfaltung der Schleimhaut am Anfange des rechten Schenkels aufhört: somit ist der rechte Schenkel der Mitteldarmschlinge von *Dolium galea* mit jenem der Tritonen nicht homolog, denn während der Magen bei diesen ähnlich wie bei den *Cypraceen* sich auf beide Schenkel der auf der Leber gelegenen Mitteldarmschlinge erstreckt, ist der rechte Schenkel dieser bei *Dolium* dem Magen nicht mehr zuzurechnen. Der linke Theil des Magens, den ich im zweiten Theile dieser Studien bei *Cypraea* als den resorbirenden Theil auffasste, hat sich bei *Dolium galea* rückgebildet und wird wohl durch die cardiale Aussackung ersetzt.

Der rechte dünne Abschnitt des Mitteldarmes Fig. 38 *md* setzt sich allmählich in den mächtigen Enddarm (*ed*) fort, an welchem ich, äußerlich wenigstens, keine Drüse beobachten konnte.

Niere und Geschlechtsapparat.

Die Niere von *Dolium galea* ward vor mehreren Jahren ausführlich von mir beschrieben¹ und ich habe hier nichts beizufügen. Nur die Hauptergebnisse seien kurz rekapitulirt. Der rechte Nierenlappen zerfällt in zwei Unterlappen, von denen der dorsalwärts gelegene der mächtigere ist. Der mehr seitliche und um die Hälfte kleinere Unterlappen wird mit dem ersteren durch einen schwachen Verbindungslappen verbunden. Der linke Nierenlappen ist auffallend groß und von der bei höheren Prosobranchiern gewöhnlichen halbmondförmigen Gestalt. Zwischen den zwei Abschnitten des rechten Lappens liegt das in den Enddarm übergehende Mitteldarmstück an der

¹ Beiträge zur Kenntniss der Niere der Prosobranchier. Morph. Jahrbuch. Bd. XI.

hier drüsenlosen Nierenwand. Diesem Verhalten schließt sich jenes bei *Cassidaria* mit dem Unterschiede an, dass beide Unterlappen enger bei einander lagern und das Verbindungsstück dem entsprechend kürzer ist. Somit hat die bei den Dolideen und Tritonen in geringerem Grade vorhandene Theilung des Nierenlappens in zwei Unterlappen einen viel höheren Grad erreicht.

Über den Geschlechtsapparat von *Dolium* fehlen mir Beobachtungen. Von *Cassidaria echinophora* kenne ich den weiblichen Apparat. Hier geht der dünne und kurze Eileiter Fig. 12 *a*) in einen mächtigen, in der Brunstzeit um das Zweifache vergrößerten Uterus (*17*) über. Das Drüsengewebe des Uterus kommt bis nahe an die äußere schlitzförmige Geschlechtsöffnung *b*) vor, wo der Uterus plötzlich enger wird. Eine nicht sehr große, nach innen vom Uterus gelegene Drüse *ued* ist physiologisch wohl als *Receptaculum seminis* zu betrachten. Sie hat eine wurstförmige Gestalt.

C. Strombiden.

Nervensystem.

Untersucht wurden *Strombus gigas* L., *Str. troglodytes* Lam. und *Rostellaria rectirostris* Lam. BOUVIER beschreibt das Nervensystem von *Strombus gigas* und giebt auch eine Abbildung bei, welche dem Sachverhalte ziemlich entspricht. Er hat richtig erkannt, dass die Pleuralganglien den Cerebralganglien dicht anlagern, somit äußerlich Cerebropleuralkommissuren fehlen. Etwas zu kurz zeichnet der Autor die Sub- und Supraintestinalkommissuren. Am Schlusse seiner Beschreibung berichtet er v. IHERING's irrige Angaben.

Da meine Beobachtungen in einigen allerdings unwesentlichen Punkten von jenen BOUVIER's abweichen, will ich mit *Strombus gigas* beginnen. Die Cerebralganglien Figg. 7, 8 *C* sind von etwas oblonger Form mit von oben und hinten nach vorn und etwas unten zu gerichteter Längsachse. So lagern sie median ganz eng an einander, ohne äußerlich erkembare Cerebralkommissur. Ihre Nerven verhalten sich wie sonst überall, wesshalb ich ihre Besprechung unterlasse, bloß bemerkend, dass die Commissur zu den vorderen Eingeweideganglien wie bei den früheren Formen dem Rüsselhautnerven anlagert und erst an dessen Ende an das Ganglion tritt. Die vorderen Eingeweideganglien (*veig*) liegen, wie überall bei den Longicommissuraten, vorn, vom Schlundringe weit entfernt.

Die Pleuralganglien liegen hinten den Cerebralganglien dicht an, so dass Cerebropleuralkommissuren äußerlich fehlen. Diese Ganglien sind jederseits aber nicht bis zur Unkenntlichkeit mit einander verwachsen, vielmehr sowohl durch ihre Form wie auch durch eine deutliche Querfurchen zwischen Cerebral- und Pleuralganglion von einander abgegrenzt. Da die Cerebralganglien etwas nach unten zu gerichtet sind und mit dem hinteren Ende nach oben sehen, so lagern die Pleuralganglien über ihnen, wodurch eine eigenartige Form (Figg. 7, 8) zu Stande kommt. Das rechte Pleuralganglion (*r.pl*) ist kürzer, aber breiter als das linke. Am vorderen oberen Rande tritt die Supraintestinalkommissur (*c.sp*) ab, und gleich hinter dieser ein feinerer Nerv (*S*), vor dessen Abgangsstelle die rechtsseitige Verbindung (*x*) mit dem Subintestinalganglion und ein anderer feinerer Nerv (*g*) entsendet wird. Diese zwei Nerven sind Penisnerven, und beim weiblichen Thiere innerviren sie dieselbe Gegend, aus der der Penis beim männlichen Thiere entstand. Die Anfangs starke Verbindung mit dem Subintestinalganglion (*x*) wird nach Abzweigung zweier Nerven beim Erreichen des Subintestinalganglions bedeutend schmaler. Jene zwei Nerven (*smu'*, *smu''*) sind die rechtsseitigen Spindelmuskelnerven.

Das linke Pleuralganglion ist höher als breit und in Folge dessen ragt es nach oben zu stark hervor (*l.pl*). Aus ihm tritt zu vorderst der starke Siphonalnerv (*sn*) ab. Dieser entsendet die bekannte Verbindung (*t*) mit dem Supraintestinalganglion und verästelt sich schließlich am Siphon. Gleich hinter diesem Nerven tritt der linke Spindelmuskelnerv (*smu*) ab, und hinter diesem verlässt die Subintestinalkommissur (*c.sb*) das Ganglion. Zwischen dem linken Pleuralganglion und dem Cerebralganglion treten eng an einander gelagert zwei (*S* + *g*), dem Penisnerven und dem diesem anliegenden Nerven entsprechend, Nerven ab, welche linkerseits dieselbe Gegend versorgen, wo rechterseits der Penis besteht.

Wenn wir uns den Schlundring in natürlicher Lage denken, so müssen wir die Pedalganglien weit nach vorn und die Cerebralganglien weit nach hinten gelagert uns vorstellen. Zur Vervollständigung dieser Vorstellung nehmen wir die punktierte Linie (*y*, *y'*) auf Fig. 8 als Körperlängsachse an, so dass die Kommissuren zu den Pedalganglien mit der Körperlängsachse einen spitzen Winkel beschreiben. Der von vorn nach hinten durch den Schlundring ziehende Vorderdarm zieht aber in der Richtung der Linie *xx'* nach hinten, also parallel der Längsachse der Cerebralganglien. Hinter

den Cerebralganglien biegt dann der Darm etwas nach oben. Dadurch entsteht die etwas sonderbare Aneinanderlagerung der Cerebral- und Pleuralganglien.

Die sehr langen Cerebral- und Pleuralkommissuren liegen etwa bis zu ihrer Hälfte von einander entfernt, von da an verlaufen sie dicht an einander zum Pedalganglion (Figg. 7, 8). Sehr deutlich ist der Hörnerv vor der Cerebropedalkommissur und dieser eng angelagert bis zu den Otocysten verfolgbar, welche *oc*, oben und vorn den Pedalganglien aufliegen. Die Pedalganglien sind von ovaler, abgerundeter Form (Fig. 7 *P*). Ein seichter lateraler Einschnitt theilt sie in einen vorderen und einen hinteren Abschnitt. Beide Ganglien stoßen median dicht an einander.

Dem Nervensystem von *Strombus* schließt sich jenes von *Rostellaria* in jeder Beziehung an (Fig. 9). Zu bemerken wäre nur, dass die Cerebropedal- und Pleuropedalkommissuren um Vieles kürzer sind als bei *Strombus*. Am Cerebralganglion sieht man lateral hinter der Cerebropedalkommissur eine geringe Einkerbung.

Hier füge ich noch die Beschreibung des Nervensystems von *Chenopus pes pelecani* Lam. bei. Die von einander etwas entfernten Cerebralganglien (Fig. 6 *C*) lassen eine sehr kurze Cerebralkommissur äußerlich wahrnehmen. Die von den Cerebralganglien weit entfernten Pleuralganglien (*r.pl*, *l.pl*) sind mehr den Pedalganglien genähert, so dass eine recht lange Pleurocerebralkommissur besteht. Den Pleuralganglien sind die Cerebropedalkommissuren innig angeschlossen. Während die Pleuropedalkommissuren sehr lang sind, sind die rechtsseitigen Cerebropedal- und Cerebropleuralkommissuren länger als die linksseitigen, so dass die Cerebralganglien nicht in der Medianlinie des Körpers liegen, sondern von dieser Linie wie bei *Dolium galea* etwas nach links verschoben sind. Sehr lang sind auch die Commissuren zu den vorderen Eingeweideganglien sowie die Sub- und Supraintestinalkommissuren. Die viereckig gestalteten Pedalganglien (*P*) schließen nicht eng an einander, so dass die Pedalkommissuren sichtbar sind.

Eine sonderbare Form des Geruchsorgans soll hier noch Erwähnung finden. Die Kiemen besitzen bei den Longicommissuraten die gewöhnliche Form der Kieme höherer Prosobranchier und das Geruchsorgan hat sowohl bei Tritonen als auch bei den Dolideen die gedrungene doppelbefiederte Gestalt, welche lebhaft an eine Kieme erinnert. Nur bei den Strombiden und der offenbar dieser Familie sehr nahe stehenden Gattung *Xenophorus* verhält sich das

Geruchsorgan in anderer Weise, ähnlich wie es aber auch bei anderen Prosobranchiern vorkommen kann, so z. B. bei *Littorina* und *Modulus*. Bei *Strombus* (Fig. 19) sowohl wie bei *Rostellaria* zieht das Geruchsorgan (*go*) in Fadenform weit entfernt von dem vorderen Ende der Kieme (*k*) vom Siphonalrande (*sp*). Es beginnt zuerst oben ziemlich nahe an der Kieme, macht dann eine leichte Schlingelung und zieht nun fast parallel mit dem inneren Kiemenrande bis beinahe zum Kiemenende. An seinem vorderen Ende erfährt es durch mehrfache Schlingelungen eine Oberflächenvergrößerung. Äußerst feine Querfältchen zeichnen seine Oberfläche aus.

Verdauungsapparat.

Untersucht ward der Verdauungsapparat bei *Strombus troglodytes* und *Rostellaria rectirostris*, welche beide Formen sich auffallend gleich verhalten, so dass ich jenen von *Strombus* beschreibe und die untergeordneten Verschiedenheiten von *Rostellaria* beifüge. Das Darmrohr beginnt mit einer schlitzförmigen vertikalen Mundöffnung (Fig. 20 *mü*), welche von kräftigen Lippen umgeben wird. Der nicht sehr enge Munddarm liegt einer ebenfalls wenig mächtigen Buccalmasse auf. Mit langen Ausführungsgängen münden in den Munddarm zwei eigenartig gestaltete Buccaldrüsen (*bdr*), welche Beschaffenheit nach BOUVIER in einer etwas abweichenden Gestalt auch bei jenen von *Xenophorus* vorkommen soll. Die rechte Buccaldrüse ist etwas mächtiger wie die linke und reicht bis zum hinteren Ende der Vorderdarterweiterung. Beide Drüsen sind von langer Schlauchform und äußerlich ganz einheitlich. Ob aber auf Schnitten eine Differenzierung sich nachweisen lässt, kann ich nicht angeben. Nach der äußeren Form möchte ich jedoch annehmen, dass sie einheitlich seien.

Der Ösophagus (*oe*) ist nicht sehr eng, ohne weitere äußerliche Differenzierung. Am Übergange der Buccaldrüsen in ihre Ausführungsgänge verengt sich der Darm etwas, um dann allmählich erweitert in die Vorderdarterweiterung (*vde*) überzugehen. Letztere hat bei den Strombiden, ähnlich wie bei den Calyptraeen, unter den Brevicommissuraten eine auffallende Reduktion erfahren. Diese Reduktion stellt sich bekanntlich unter den Rhachiglossen auch bei den Fusiden ein. Bei den genannten Brevicommissuraten hängt diese Rückbildung, dem Anscheine nach, mit dem Nahrungswechsel zusammen, ob sie jedoch auch bei den Strombiden aus diesem Grunde

eintrete, sollte man zwar der Analogie halber annehmen, jedoch in Anbetracht unserer ungenügenden Erfahrung über die Lebensweise der Strombiden, wie überhaupt der meisten Prosobranchier, möchte ich hier zurückhaltend sein. Quoy hat beobachtet, dass die Gattung *Strombus* eine große Menge Sand verschlingt, um von den in demselben sich findenden mikroskopischen Thierchen und Pflanzen zu leben. Ich fand nun im Darmkanale der untersuchten Strombiden auch nur Radiolariengehäuse und Kieselpanzer von Algen vor. Es ist somit möglich, dass die Strombiden die räuberische Lebensweise, zu welcher sie übrigens vermöge ihrer Schwerfälligkeit nur wenig geeignet sind, aufgegeben haben und Omnivoren geworden sind, wobei ja ein Aasfressen nicht ausgeschlossen wäre. Hierauf würde vielleicht auch das Verhalten der Buccaldrüsen hinweisen.

Die Vorderdarterweiterung habe ich nur an Totalpräparaten untersucht, welche ich dorsal der Länge nach öffnete. Solcherweise erkannte ich ganz gut die zwei Längsfalten, welche diesen Darmtheil in einen oberen und unteren Abschnitt theilten Fig. 22. Die Schleimhaut des oberen Darmtheiles war an in ihren Rändern ausgezackte Längsfalten gelegt.

Die Vorderdarterweiterung geht in einen sehr langen, auffallend engen Vorderdarmabschnitt über (Figg. 20, 21 *cd*), welcher mit seinem hinteren Theile der Leber aufliegt und in einen eigenthümlich gestalteten Magen Fig. 23 *cd*) mündet. Der Beschreibung des Magens lasse ich die Besprechung der Gestalt der Leber vorhergehen. Diese ist in Folge des gestreckten Körpers der Strombiden sehr lang (Figg. 20, 21 *L. L'*), und lässt zwei mit einander innig zusammenhängende Abschnitte unterscheiden, welche durch eine Fureche gegen einander abgegrenzt sind. Der vordere kürzere Lappen (*L*) verjüngt sich allmählich nach vorn. Er ist bedeutend länger bei *Rostellaria* (Fig. 21) als bei *Strombus* (Fig. 20). Der hintere mächtigere Lappen (*L'*) der Leber nimmt allein Antheil an dem aufgerollten Eingeweidesacke.

Der Magen der Strombiden war bisher nur von *Pteroceras bambis* (L.) Lam. bekannt, und zwar durch Quoy¹. Er beschreibt und bildet den Magen dieser Form mit einem nach vorn zu gerichteten kurzen, im Verhältnisse zum ganzen Magen zwar anscheinlichen, aber doch zum gleichen Gebilde anderer Strombiden nur kurzen, nach vorn

¹ Voy. de l'Astrolabe.

gerichteten Cöcum ab. Letzteres ist mit jenem von *Rostellaria* und *Strombus* homolog.

In seiner Gestalt ist der Magen der untersuchten Strombiden eine Bildung, wie wir sie bei den übrigen Prosobranchiern nirgends antreffen. Äußerlich ist er von Keulenform (Figg. 20, 21 *m* mit hinterem, dickeren Ende und vorderem, äußerst langen Stiele (*y*). Letzterer ist eine nach vorn zu in die Länge entfaltete Aussackung des Magens, welche Anfangs zwar weit ist, aber allmählich enger wird. Sie liegt zum kleineren Theil dem vorderen Theil des hinteren Leberlappens, zum größten dem ganzen vorderen Lappen der Leber auf. Etwa in ihrem vorderen Drittel kreuzt sie den unter ihr liegenden Vorderdarm (*cd*) und reicht bis zum vorderen Ende des vorderen Leberlappens. Da dieser bei *Rostellaria* länger ist als bei *Strombus*, so ist auch die Aussackung dort länger (Fig. 21) als hier (Fig. 20). Der hintere Magenabschnitt geht ganz kontinuierlich und ohne äußerliche Grenze in die Aussackung über.

An dem der Länge nach dorsal geöffneten Magen ergibt sich, dass die Leber nur einen Ausführungsgang besitzt, dessen Mündung in den Magen (Fig. 23 *gg*) ventral, gerade an der Grenze zwischen dem hinteren weiteren Theile des Magens (*m*) und seiner Aussackung (*y*) liegt. In der Aussackung erkennt man jederseits einen mächtigen Wulst (*f, f'*), welcher, über der Lebermündung beginnend und etwa bis zum zweiten Drittel der Aussackung reichend, ganz allmählich aufhört. Am Beginne der beiden Wülste, somit am Beginne der Aussackung, befindet sich ventral eine Querfalte (*a*), welche von dem einen Wulste zum anderen zieht. Die Aussackung des Magens ist somit innerlich von dem übrigen Magen scharf abgegrenzt.

Wenn ich an einem in der Länge geöffneten Präparate die dorsalen Schnittränder der Aussackung zusammenlegte, ohne hierbei jene des hinteren Magentheiles zusammenzulegen, oder, was dasselbe ist, wenn ich den Magen nur bis zum Beginne der Aussackung öffnete, so konnte ich mich überzeugen, dass jene Wülste und die ventrale Querfalte die Aussackung vom hinteren Magentheile bis auf eine minimale Öffnung abschlossen. Die enge Öffnung war gerade noch so weit, dass eine dünne Sonde sie eben passiren konnte. Es ist somit klar, dass in diese Magen aussackung keine Nahrung in fester Form gelangen kann. Sonst war die Wand der Magen aussackung dünn.

An der Schleimhaut des hinteren Magentheiles erkennen wir

eine eigenthümlich geformte Erhabenheit *s*) von V-förmiger Gestalt. Ihr linker Schenkel beginnt gleich an der Mündung der Leber und hängt hier mit dem linken Wulste der Magenaussackung zusammen. Ihr rechter Schenkel reicht bis zur rechten lateralen Magenwand. Nach der Vereinigung beider Schenkel an der lateralen Seite reicht das gemeinsame Stück bis zur hinteren Magenwand. In dieses gemeinsame Stück mündet nach vorn zu der Vorderdarm *ed*, und von seinem hinteren Theile geht der dünne Abschnitt des Mitteldarmes *md* ab. Somit liegen die Öffnungen dieser zwei Darmtheile in den Magen an der ventralen Magenwand, aber etwas linksseitig nahe neben einander. Die übrige Wand des Magens besitzt keine besondere Dicke.

Das Freipräpariren des ganzen Magens von der Leber ist mit einiger Schwierigkeit verbunden, weil das Bindegewebe um den Magen und die Leber herum äußerst resistent ist. Es hat eine ausgesprochen milchweiße Färbung, welche jedoch nicht von kohlensaurem Kalke herrührt, denn man bemerkt nach Behandlung mit Salzsäure kein Aufbrausen.

Das dünne Mitteldarmstück *md* ist im Verhältnisse zu jenem der anderen Longicommissuraten recht lang, was möglicherweise ebenfalls für eine Nahrungsänderung sprechen dürfte. Hinter dem Magen beschreibt der Mitteldarm einen kleinen Kreisbogen und zieht dann, neben dem Magen auf der Leber gelegen, bis zum vorderen Ende des hinteren Leberlappens. Hier angelangt, verlässt er die Leber, zieht nach vorn und rechts, biegt dann nach hinten um und geht in den plötzlich sich erweiternden Enddarm über.

Der Enddarm (Fig. 20 *ed*) ist bei den Strombiden äußerst lang und sehr weit. In dieser Form zieht er nach vorn und wird an seinem Ende noch weiter, verengt sich aber dann plötzlich in den sehr engen und ganz kurzen Afterdarm. Dadurch erhält das Endstück des Enddarmes eine eigenthümliche Form. Eine kleine, äußerlich wahrnehmbare Enddarmdrüse (Fig. 17 *eddr*) habe ich sowohl bei *Strombus* als auch bei *Rostellaria* beobachtet.

Bei einem Rückblick auf die Magenverhältnisse ist es klar, dass der Magen der Strombiden eine von dem Magen der übrigen Prosobranchier ganz verschiedene Umgestaltung erfahren hat, und es fragt sich vor Allem, wie das mächtige, nach vorn gerichtete Cöcum aufzufassen sei. Cöcale Anhänge am Magen der Prosobranchier sind vielfach zur Beobachtung gelangt; *Haliotis* und die Trochiden bieten Beispiele. Sowohl bei diesen Thieren als bei Formen, wo sich ein

cöcaler Fortsatz in markirtester Form vorfindet. lässt sich aber, wie ich im dritten Theile dieser Studien ausführte, der Nachweis liefern, dass die Aussackung aus dem Fundustheile, also aus der nach hinten gekehrten Magenwand sich entwickelte. Es ergab sich in jener Studie, dass der Magen der Prosobranchier in einen vorderen, dem Vorderdarne zugekehrten secernirenden, und einen hinteren, absorbirenden Abschnitt zu sondern sei, und dass die cöcalen Bildungen sich auf den ursprünglich vorderen Abschnitt des Magens beschränken und als eine Concentrirung der Magendrüsen aufzufassen seien. Da diese Magenauissackungen sich aber immer am Fundustheil des Magens vorfinden, sind sie morphologisch dem Magencöcum der Strombiden nicht vergleichbar. Ich habe oben darauf hingewiesen, dass in den cöcalen Anhang des Magens der Strombiden in Folge der Enge seines Einganges durchaus keine Nahrungsmittel in fester Form eingeführt werden können, und falls Nahrungsmittel dorthin doch eingeführt würden, dieselben flüssig sein müssten. Sie müssten also bis zu einem gewissen Grade verdaut sein. In diesem Falle könnte man allerdings annehmen, dass die Aussackung zur Aufnahme flüssiger Nahrung und zur Resorption derselben diene. Dafür spricht die Entwicklung dieses mächtigen Cöcum aus dem resorbirenden Theile des Magens und eben so die benachbarte Lage der Lebermündung.

Geschlechtsapparat.

Da die Niere der untersuchten Strombiden-Exemplare vermöge ihres Zustandes keine nähere Prüfung gestattete, beginne ich mit den Verhältnissen des Geschlechtsapparates. Abermals sind die anatomischen Verhältnisse von Strombus mit jenen von Rostellaria so übereinstimmend, dass eine getrennte Beschreibung beider Formen in diesen Studien überflüssig wäre. Der Hoden besitzt, der Form des Eingeweideknäuels gemäß, eine gestreckte Gestalt Fig. 16 *t*) und ist von deutlich ausgesprochenem acinösem Baue. Das Vas deferens (*ag*) ist ein langer Drüsengang, der in vielfache parallele, hinter und dicht an einander gelagerte, gleich große Schlingen gelegt ist. Vorn ist er weiter und wird nach hinten zu allmählich enger, wie auch die Windungen kleiner werden. In der Mitte des Hodens theilt sich das Vas deferens in einen vorderen und einen hinteren Ast, von denen jeder nicht allmählich im Drüsengewebe sich verästelt, sondern die einzelnen Nebengänge (*s*) in gleich weiten Abständen aufnimmt, und zwar der vordere Ast aus der vorderen, der hintere aus

der hinteren Hodenhälfte. Die Wände des Vas deferens sind offenbar drüsiger Natur, womit auch nach dem Principe der Flächenvergrößerung die vielfache Schlingenbildung im Zusammenhange steht. Der Gang behält seine Windungen nicht bis zur äußeren Mündung bei, und sein in die Samenrinne (*sr*) sich öffnendes Endstück (*eds*) ist gerade.

Auch im weiblichen Geschlechtsapparate bieten beide Gattungen die größte Übereinstimmung. Das Ovarium Fig. 17 *Ov*) ist, entsprechend der Form des Eingeweidesackes, verlängert und vielfach aufgerollt. Der kurze Eileiter bietet weder Schlingen noch Anhänge. Er zerfällt in einen hinteren (*el*) dünnwandigen und einen vorderen (*el'*) dickwandigen Abschnitt, mit welchem er in den Uterus mündet. Dieser (Fig. 49 *Ut*) ist bei *Rostellaria* sehr lang, doch nicht sehr weit und hat eine nach innen zu konkave, nach außen zu konvexe Schlauchgestalt. Der Eileiter mündet in das vordere Ende des hinteren Fünftheiles der Länge des Uterus ein. Den hinter der Einmündungsstelle des Eileiters befindlichen Abschnitt des Uterus nenne ich hinteren Uterustheil (*hu*). Vor der Einmündungsstelle des Eileiters münden in den Uterus dicht neben einander zwei Drüsen. Die hintere (*utd*) ist lang und schlauchförmig und legt sich mit ihrem hinter dem hinteren Uterustheil befindlichem Ende in eine Schlinge. Die vordere Drüse (*udr'*) ist klein, gedrunken, mit nur ganz kurzem Ausführ gange. Bei *Strombus* sind beide Drüsen mächtiger entwickelt und die vordere, oval gestaltete hat einen ansehnlich langen Ausführ gang (Fig. 17). Der hintere Uterustheil hat sich hier (Fig. 17 *hu*) zu der dreifachen Länge des vorderen Uterustheiles entfaltet. Dieser Länge gemäß ist der hintere Uterustheil an seinem ersten Drittel verwachsen und nach rechts dem übrigen Uterus angelagert, so dass sein Ende beinahe das vordere Ende des Uterus erreicht. Der Uterus verliert gegen sein Ende die drüsige Beschaffenheit seiner Wandung und geht, ähnlich wie bei den Tritonen und Dolideen, in einen dünnwandigen Abschnitt, die sogenannte Vagina über. Diese *v* mündet in eine lange, auf der rechten Seite des Vorfußes (Propodium bis zu dessen Ende hinziehende Rinne (*r*). Nach oben zu wird diese Eileiterrinne von einer mächtigen Hautfalte (*f*) überdeckt. Das Propodium selbst hat seine Thätigkeit als Lokomotionsorgan eingebüßt, und es können bekanntlich die Strombiden keine Kriechbewegung mehr ausführen. Der Hinterfuß, das Epipodium (*e'*), dem der umgestaltete und seiner Funktion als Verschlussapparat verlustig gewordene Deckel aufsitzt, blieb noch in so fern Lokomotionsapparat,

als es dem Thiere mit Hilfe des Deckels gewisse Sprungbewegungen ermöglicht. Somit ist der Hinterfuß nur noch ein Sprungorgan, das Epipodium dient beim weiblichen Thiere wenigstens ausschließlich dem Geschlechtsleben.

Zusammenfassung.

Die allgemeinen Kennzeichen der longicommissuraten Neotaenioglossen sind in der großen Länge der Cerebropedal-, Pleuropedal-, Supraintestinal- und Subintestinalkommissuren gegeben. Die auffallende Länge ist entweder als eine direkt ererbte (Cerebropedal- und Pleuropedalkommissuren) oder als eine in der Unterabtheilung erworbene (Sub- und Subintestinalkommissuren) zu betrachten. Insbesondere gilt letzteres für die Subintestinalkommissur, welche hier immer von bedeutender Länge ist, während doch bei den brevicommissuraten Neotaenioglossen sie eine große Neigung zur Verkürzung verräth, welche bis zum vollständigen Einbezogenwerden gehen kann. Zur weiteren Charakteristik der Unterabtheilung gehört auch ihr siphostomes Verhalten. Erwähnt haben will ich hier, dass die Zusammengehörigkeit der Formen der Longicommissuraten bereits IHERING¹ wahrscheinlich zu sein schien.

In ihrer Zusammengehörigkeit betrachtet, ergibt sich von den einzelnen Familien der Unterabtheilung als die älteste jene der Tritonen der Reihe nach mit den Gattungen *Ranella*, *Triton* und *Persona*². BOUVIER, der dieser Familie auch *Columbella* beizurechnen scheint, ob mit Recht, vermag ich zur Zeit nicht zu unterscheiden, meint, dass die Tritonen durch *Ranella*, besonders aber durch *Columbella* sich an die *Chenopiden* näherten. Ferner soll durch *Ranella* auch eine nahe Beziehung zu den *Dolideen*, und zwar mittels *Cassidaria* bestehen, denn es komme, wie der Autor sich ausdrückt, möglicherweise zwischen einer *Ranella* und einer *Cassidaria* eine größere Übereinstimmung vor als zwischen letzterer und *Dolium*³.

Dieselbe Verwandtschaft der Tritonen mit den Cypraceen unter den Architaenioglossen wird durch die langgestreckten Pedalganglien, welche an verkürzte Pedalstränge erinnern, theilweise auch durch den Darmkanal und die Niere dargestellt. Aber auch die ganze

¹ l. c. pag. 125.

² Ob die Gattung *Spiniger* hierher zu rechnen sei oder mehr den Strombiden beizuzählen wäre, möchte ich einstweilen dahingestellt lassen.

³ l. c. pag. 188.

Körpergestalt, insbesondere aber die Fußverhältnisse, erinnern an primäre Zustände. Der Fuß der Tritonen ist noch eben so gebildet wie jener der meisten Prosobranchier, während jener der übrigen Longicommissuraten eine eigenartige Umformung einging, welche, mit *Cassidaria* beginnend, zu den extremen Verhältnissen der Strombiden hinüberführt. Der rechte Nierenlappen der Tritonen ist zwar noch einheitlich wie bei *Cypraea*, doch lässt sich feststellen, dass bereits Verhältnisse sich eingestellt haben, welche als Beginn des Zerfalles in zwei Lappen, wie diese sich bei den übrigen Longicommissuraten vorfinden, zu betrachten sind. Ferner ist auch der Uterus noch nicht so mächtig entfaltet wie bei den übrigen Familien. Als Hauptcharakteristikum der Tritonen möchte ich aber die langgestreckten Pedalganglien betrachten, welche lebhaft an verkürzte Pedalstränge erinnern.

Die zweite Familie wäre jene der Dolideen. Wie ich oben erwähnte, glaubt BOUVIER eine nahe Beziehung der Gattung *Cassidaria* zu *Ranella* gefunden zu haben. Ich will dieses im Allgemeinen nicht absprechen, möchte aber diese Verwandtschaft doch nicht für eine sehr nahe halten. Die Familie der Dolideen lässt erkennen, dass sie zwischen die Familie der Tritonen und jener der Strombiden gehört, andererseits sind aber auch Merkmale vorhanden, welche insbesondere für die Gattung *Dolium* viele selbsterworbene Eigenheiten deutlich bezeugen. Ich erinnere in dieser Beziehung nur an die vollständige Verschmelzung der Cerebralganglien mit den Pleuralganglien und an die starke Ausbildung der Vorderdarmtheile. Dem gegenüber bietet *Cassidaria* manche mehr primäre Verhältnisse als *Dolium*. Es scheint somit diese Familie eventuell in zwei Unterfamilien zu trennen zu sein.

Die Familie der Strombiden mit den Gattungen *Strombus* und *Rostellaria* zeigt eine sehr große Übereinstimmung, welche bis auf das allerdings verschiedene Gehäuse in allen Organen sich ganz auffallend ausspricht. Aus diesem Grunde wäre es auch nicht auffällig, wenn einzelne Glieder der Familie in Folge der Lebensweise ein eigenartiges Verhalten aufwiesen. Thatsächlich ist das Gehäuse von *Xenophorus* eigenartig gebildet, und die Organisation zeigt so viele mit jener der Strombiden gemeinsame Merkmale, dass ich keinen Anstand nehme, meine frühere Ansicht über *Xenophorus*, wonach diese Form den Naticiden nahe stehen sollte, aufgebend, dieselbe hierher einzureihen. Den Untersuchungen BOUVIER's zufolge würde das Nervensystem von *Xenophorus* sehr lebhaft an

jenes der Strombiden erinnern, und auch das fadenförmige Geruchsorgan wäre jenem der Strombiden gleich gebaut. Aber auch BOUVIER's Angabe über den Fuß, welcher jenem der Strombiden gleichen soll, ferner über die von ihm sogenannte Adnexdrüse des Uterus, welche, offenbar wie bei Strombus, nur das verlängerte hintere Ende derselben darstellt, bekräftigt meine Annahme. Es wäre somit unstatthaft, den Xenophorus nach Art BOUVIER's mit den Cerithiden in Verbindung zu bringen¹.

Die Familie der Pteroceriden, welche jener der Strombiden sehr nahe steht, ist bis auf das Nervensystem von Chenopus mir nicht aus eigener Anschauung bekannt. Das Nervensystem von Chenopus zeigt, wie wir oben sahen, ein eigenartiges Verhalten in so fern, als die Pleuralganglien sehr weit von den Cerebralganglien abstehen. Sonst ist über die Organisation dieser Familie nichts bekannt. Sie werden wohl von den Strombiden abzuleiten sein, doch dürfte in ihrer Familie keine so einheitliche Organisation wie bei den Strombiden bestehen, und modificirte Mitglieder werden öfter anzutreffen sein.

Retesdorf bei Schäßburg in Siebenbürgen, im Sept. 1892.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel XVIII.

- Fig. 1. *Ranella spec.?* Nervensystem. *C* Cerebralganglien; *P* Pedalganglien; *l.pl* linkes, *r.pl* rechtes Pleuralganglion; *g.sp* Supra-, *g.sb* Subintestinalganglion; *c.sp* Supra-, *c.sb* Subintestinalkommissur; *veig* vordere, *heig* hintere Eingeweideganglien; *t* Verbindung zwischen dem Siphonalnerven und dem Supraintestinalganglion; π Verbindung zwischen dem rechten Pleuralganglion und dem Subintestinalganglion; *nr*, *nl* Kommissuren zu den hinteren Eingeweideganglien; *vedn* Vorderdarmnerv; *smn'* Nerv für den Uterus.
- Fig. 2. *Ranella spec.?* Die inneren Ränder der Pedalganglien sind aus einander gezogen, um die Pedalkommissuren zu zeigen. Stärker vergrößert als die vorhergehende Figur.
- Fig. 3. *Triton scabrum* King. Nervensystem mit Weglassung der vorderen und hinteren Eingeweideganglien. Bezeichnung wie Fig. 1.
- Fig. 4. *Triton cancellatum* Lam. Pedalganglien.

¹ Mir ist Xenophorus aus eigener Anschauung nicht bekannt.

- Fig. 5. *Triton cancellatum*. Der obere Schlundringtheil von rechts. Bezeichnung wie Fig. 1.
- Fig. 6. *Chenopus pes pelecani* Lam. Nervensystem mit Weglassung der vorderen und hinteren Eingeweideganglien. Bezeichnung wie früher.
- Fig. 7. *Strombus gigas* L. Nervensystem. Bezeichnung wie früher.
- Fig. 8. *Strombus gigas* L. Nervensystem von der linken Seite mit Weglassung der hinteren Eingeweideganglien und der Intestinalganglien. Bezeichnung wie früher.
- Fig. 9. *Rostellaria rectirostris* Lam. Nervensystem mit Weglassung des Subintestinalganglions und der hinteren Eingeweideganglien. Bezeichnung wie früher.
- Fig. 10. *Cassidaria echinophora* L. Das Supraintestinalganglion (*g.sp*), aus welchem die Nerven an das Geruchsorgan (*go*) und an die Kieme (*K*) treten. *sn* Siphonalnerv.
- Fig. 11. *Ranella spec.?* Weiblicher Geschlechtsapparat. *Ov* Ovarium; *el* Eileiter; *Ut* Uterus; *ued* Uterusenddrüse; *ö* Genitalöffnung.

Tafel XIX.

- Fig. 12. *Dolium galea* L. Nervensystem mit Weglassung der vorderen und der hinteren Eingeweideganglien. *C+pl* die vereinigten Cerebral- und Pleuralganglien; *P* Pedalganglien; *oc* Otocysten; *c.cp* Cerebropedal- und *c.plp* Pleuropedalkommissur. Sonst wie bisher.
- Fig. 13. *Dolium galea*. Die vorderen Cerebralnerven mit den vorderen Eingeweideganglien (*veig*).
- Fig. 14. *Dolium galea*. Das linke vordere Eingeweideganglion.
- Fig. 15. *Dolium galea*. Die hinteren Eingeweideganglien.
- Fig. 16. *Strombus troglodytes* Lam. Männlicher Geschlechtsapparat. *t* Hoden; *ag* Vas deferens; *sr* Samenrinne.
- Fig. 17. *Strombus gigas*. Weiblicher Geschlechtsapparat mit einem Theile des Mantels, des ganzen Fußes und Kopfes. *Ov* Ovarium; *el* Eileiter; *udr*, *udr'* Uterusenddrüsen; *Ut* Uterus; *ö* Genitalöffnung, in die Flimmerrinne (Eirinne) führend, welche am Propodium (*v*) endet; *ed* Enddarm; *mr* Mantelrand; *v'* Epipodium; *op* Operculum; *m* Mundöffnung; *au* Augen; *fh* Fühler.
- Fig. 18. *Cassidaria echinophora*. Nervensystem mit Weglassung der vorderen und hinteren Eingeweideganglien und des Supraintestinalganglions. Bezeichnung wie bisher.
- Fig. 19. *Strombus gigas*. Kieme (*K*) und Geruchsorgan (*go*).

Tafel XX.

- Fig. 20. *Strombus troglodytes*. Verdauungsapparat. *mo* Mundöffnung; *bm* Buccalmasse; *oe* vorderer, *vde* mittlerer, *vd* hinterer Abschnitt des Vorderdarmes; *bdr* Buccaldrüsen; *M* Magen; *y* dessen Aussackung; *L* vorderer, *L'* hinterer Abschnitt der Leber; *md* dünner Mitteldarmabschnitt; *ed* Enddarm.
- Fig. 21. *Rostellaria rectirostris*. Magen und Leber. Bezeichnung wie zuvor.
- Fig. 22. *Strombus gigas*. Der hintere Theil der Vorderdarmweiterung der Länge nach von oben geöffnet.

- Fig. 23. *Rostellaria rectirostris*. Der Magen von oben der Länge nach geöffnet. *fy* Aussackung; *gg* Lebermündung; *vd* Vorderdarm; *md* Mitteldarm.
- Fig. 24. *Ranella spec.?* Verdauungsapparat bis zur Mitte des hinteren Vorderdarmabschnittes von unten, von hier an von oben. *bm* Buccalmasse; *r* Radula; *rdc* Vorderdarmarterweiterung; *m+m'* Magen; *md* dünner Mitteldarm; *ed* Enddarm; *L* Leber. Die beiden Lebermündungen sind punktirt angegeben. *a* vorderer, *a'* mittlerer, *b* hinterer Abschnitt der Buccaldrüsen.
- Fig. 25. *Triton cancellatum*. Die Vorderdarmarterweiterung zweier verschiedener Exemplare. *oe* vorn.
- Fig. 26. *Ranella spec.?* Die Mündungsverhältnisse der einzelnen Buccaldrüsenabschnitte.
- Fig. 27. *Triton cancellatum*. Der Magen der Länge nach von oben geöffnet. *vgg* vordere, *hgg* hintere Lebermündung.
- Fig. 28. *Triton cancellatum*. Magen und Leber. *hgg* hintere Lebergangsmündung.
- Fig. 29. *Triton scabrum*. Magen.
- Fig. 30. *Triton scabrum*. Vorderdarm mit den Buccaldrüsen.
- Fig. 31. *Triton cancellatum*. Vorderdarm mit den dicht anliegenden Buccaldrüsen.
- Fig. 32. *Triton cancellatum*. Die rechte Buccaldrüse von unten.
- Fig. 33. *Triton scabrum*. Schnitte aus der Buccaldrüse. *A* aus dem hinteren, *B* aus dem vorderen Abschnitte. (Vergr. REICHERT $\frac{\text{Oc. 4}}{\text{Obj. 6}}$.)
- Fig. 34. *Triton cancellatum*. Schnitte aus der Vorderdarmarterweiterung. *a* aus dem vorderen, *b* aus dem hinteren Abschnitt. (Vergr. wie zuvor.)
- Fig. 35. *Triton cancellatum*. Querschnitt aus dem vorderen Theil der Vorderdarmarterweiterung. (Gez. mit der Camera.)
- Fig. 36. *Ranella spec.?* *A* Eingeweidesack, nach Behandlung mit Glycerin und Essigsäure präparirt. Braun rechter Nierenlappen; gelb linker Nierenlappen; rosa Pericardium; *K* Kieme; *sm* Spindelmuskel; *m* Magen; *L* Leber; *Ov* Ovarium; *d* Enddarm; *B* Niere und Kiemenhöhle, von oben geöffnet; *U* Uterus; *ed* Enddarm. Sonst wie zuvor.
- Fig. 37. *Triton scabrum*. Wie zuvor, nur ganz von oben betrachtet.

Tafel XXI.

- Fig. 38. *Dolium galea*. Verdauungsapparat ohne die Buccaldrüsen. *mü* Mundöffnung; *n* Darmverdickung oberhalb derselben; *bm* Buccalmasse; *t* vordere dorsale Aussackung; *bdg, bdg'* Buccaldrüsenengänge; *as* hintere dorsale Aussackung; *ud* unpaare Drüse; *du* oberer, *au* unterer Abschnitt der Vorderdarmarterweiterung; *aus* vordere Magenaussackung; *vgg* vordere, *hgg* hintere Lebergangsmündung; *d* hinterer Vorderdarmabschnitt; *L* Leber; *ed* Enddarm.
- Fig. 39. *Dolium galea*. Der Vorderdarm von oben von der Mundöffnung an geöffnet. *a* Ableitrinne. Sonst wie zuvor.
- Fig. 40. *Dolium galea*. Der Magen dorsal der Länge nach geöffnet. *ft* Mageneingangsfalte. Bezeichnung wie zuvor.

- Fig. 41. *Cassidaria echinophora*. Verdauungsapparat. *vde* Vorderdarm-
erweiterung; *veg* vorderer Lebergang; *L* Leber; *ed* Enddarm.
- Fig. 42. *Cassidaria echinophora*. Weiblicher Geschlechtsapparat. *Ov* Ova-
rium (nur theilweise gezeichnet); *el* Eileiter; *Ut* Uterus; *ued* Uterus-
enddrüse; *ö* Genitalöffnung.
- Fig. 43. *Triton cancellatum*. Weiblicher Geschlechtsapparat. Bezeichnung
wie bisher.
- Fig. 44. *Triton scabrum*. Weiblicher Geschlechtsapparat. Bezeichnung wie
zuvor.
- Fig. 45. *Triton scabrum*. Männlicher Geschlechtsapparat. *t* Hoden; *ve* Vas
deferens; *n* Enddstück desselben; *sr* Samenrinne.
- Fig. 46. *Dolium galea*. Buccaldrüsen von unten aus einander gelegt. *a*
vorderer, *b* hinterer Abschnitt.
- Fig. 47. *Dolium galea*. Querschnitt des hinteren Buccaldrüsenabschnittes.
- Fig. 48. *Dolium galea*. Querschnitt des vorderen Buccaldrüsenabschnittes.
- Fig. 49. *Rostellaria rectirostris*. Weiblicher Geschlechtsapparat. *el* Ei-
leiter; *Ut* Uterus; *ndr'* seine Drüsen; *ö* Genitalöffnung.
-

Zur Entwicklungsgeschichte des Herzens und der Blutgefäße bei den Selachiern.

Ein Beitrag zur Kenntniss des unteren Keimblattes.

Von

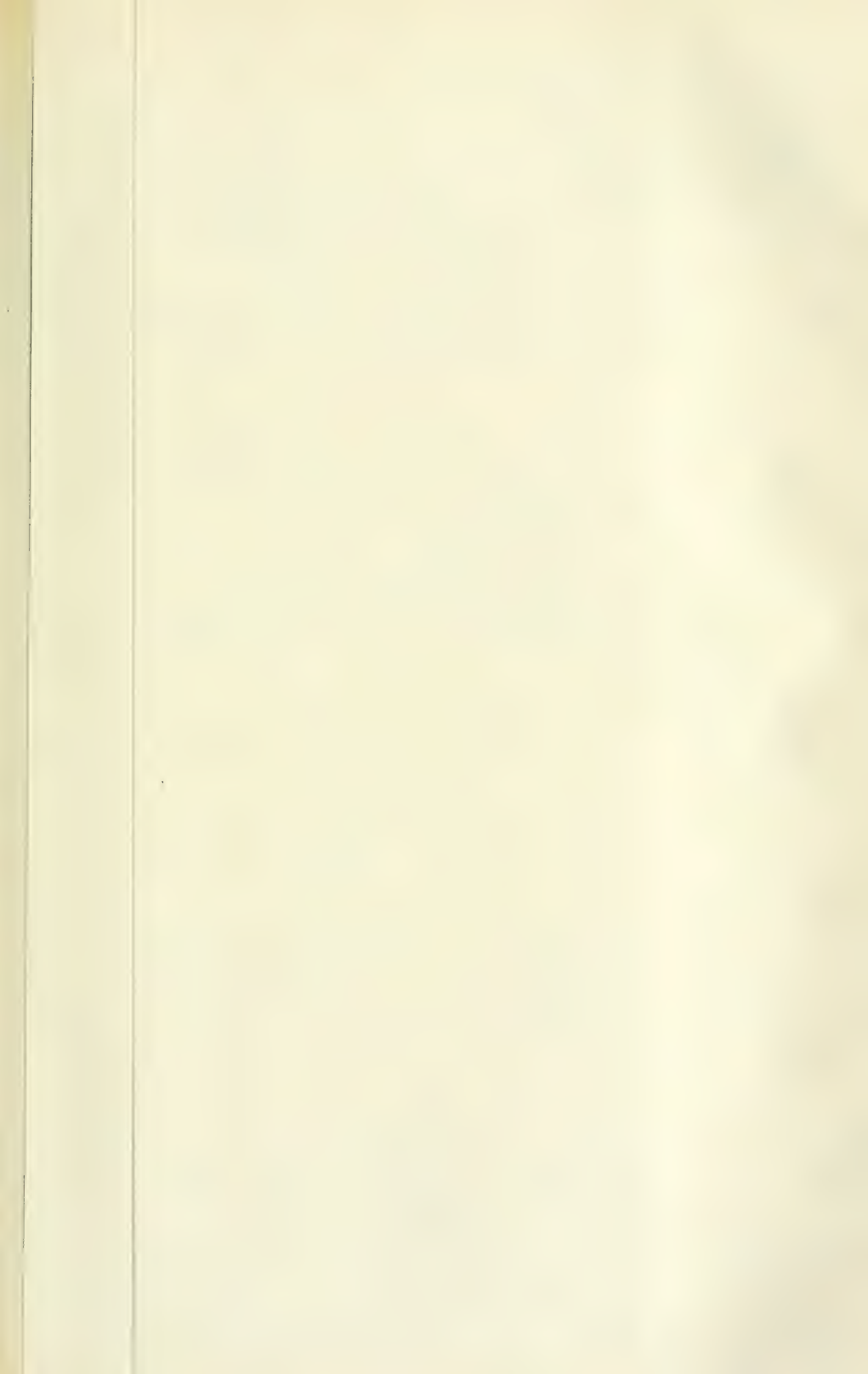
Dr. C. K. Hoffmann,

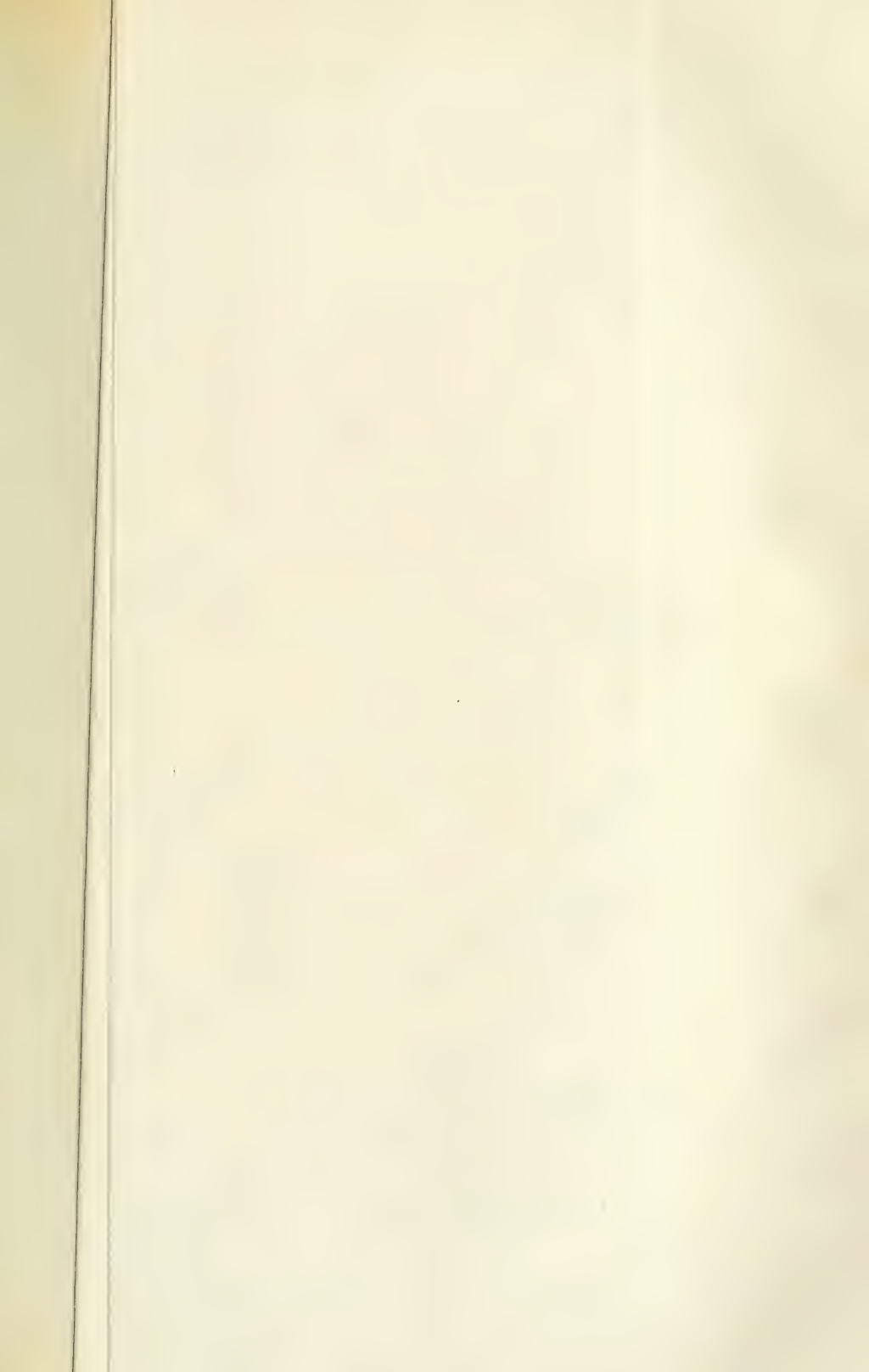
Professor an der Reichsuniversität zu Leyden.

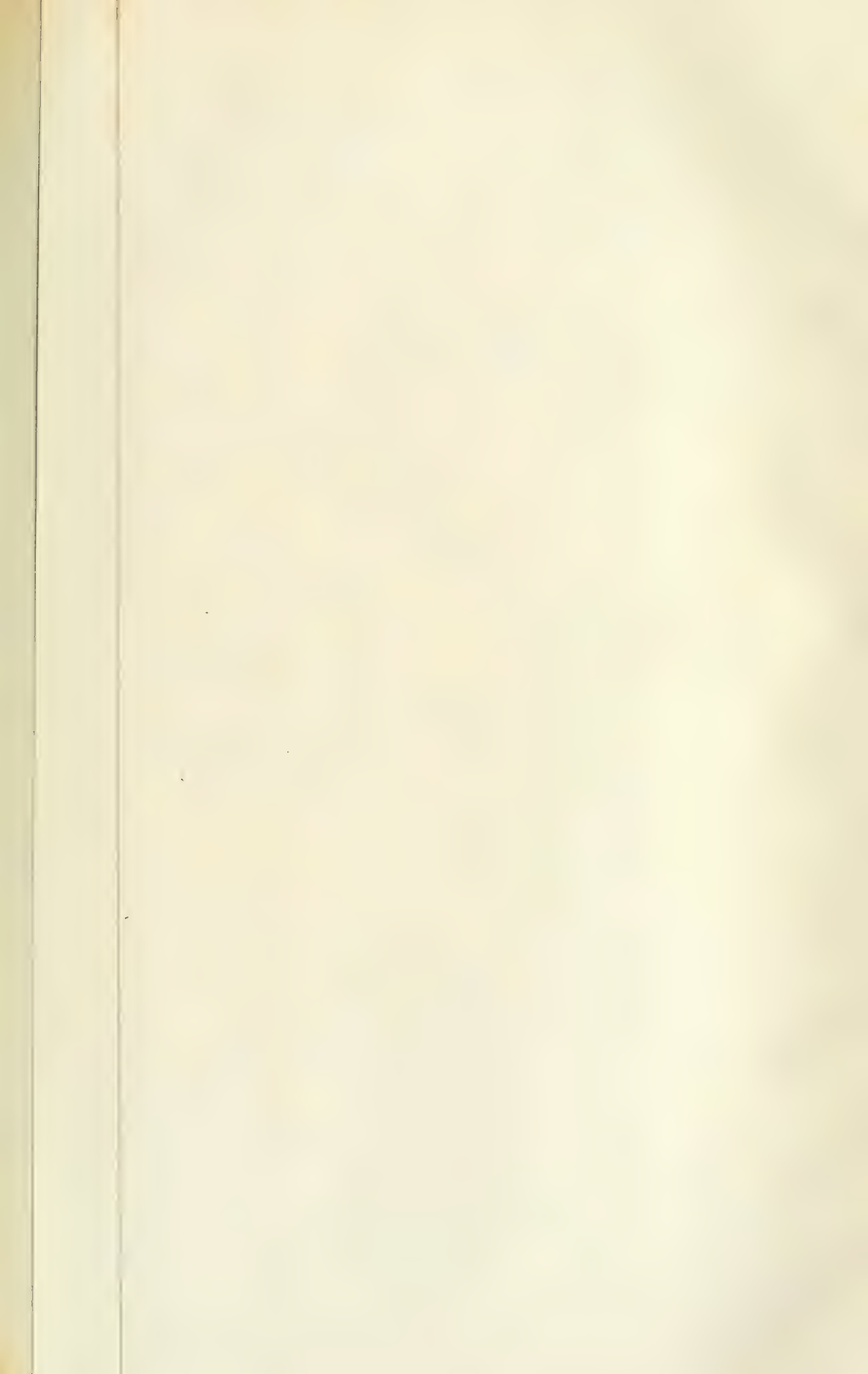
Mit Tafel XXII—XXV und 6 Figuren im Text.

Als Untersuchungsmaterial standen mir Embryonen von *Acanthias vulgaris* und *Mustelus vulgaris* zur Verfügung, ich erhielt dieselben theilweise durch die Fischer von Katwijk und Noordwijk, zum größten Theil jedoch durch die sehr freundliche Vermittelung von Dr. P. P. C. HOEK, dem Direktor der zoologischen Station an der niederländischen Küste; für seine kräftige Unterstützung sage ich ihm hier nochmals meinen besten Dank.

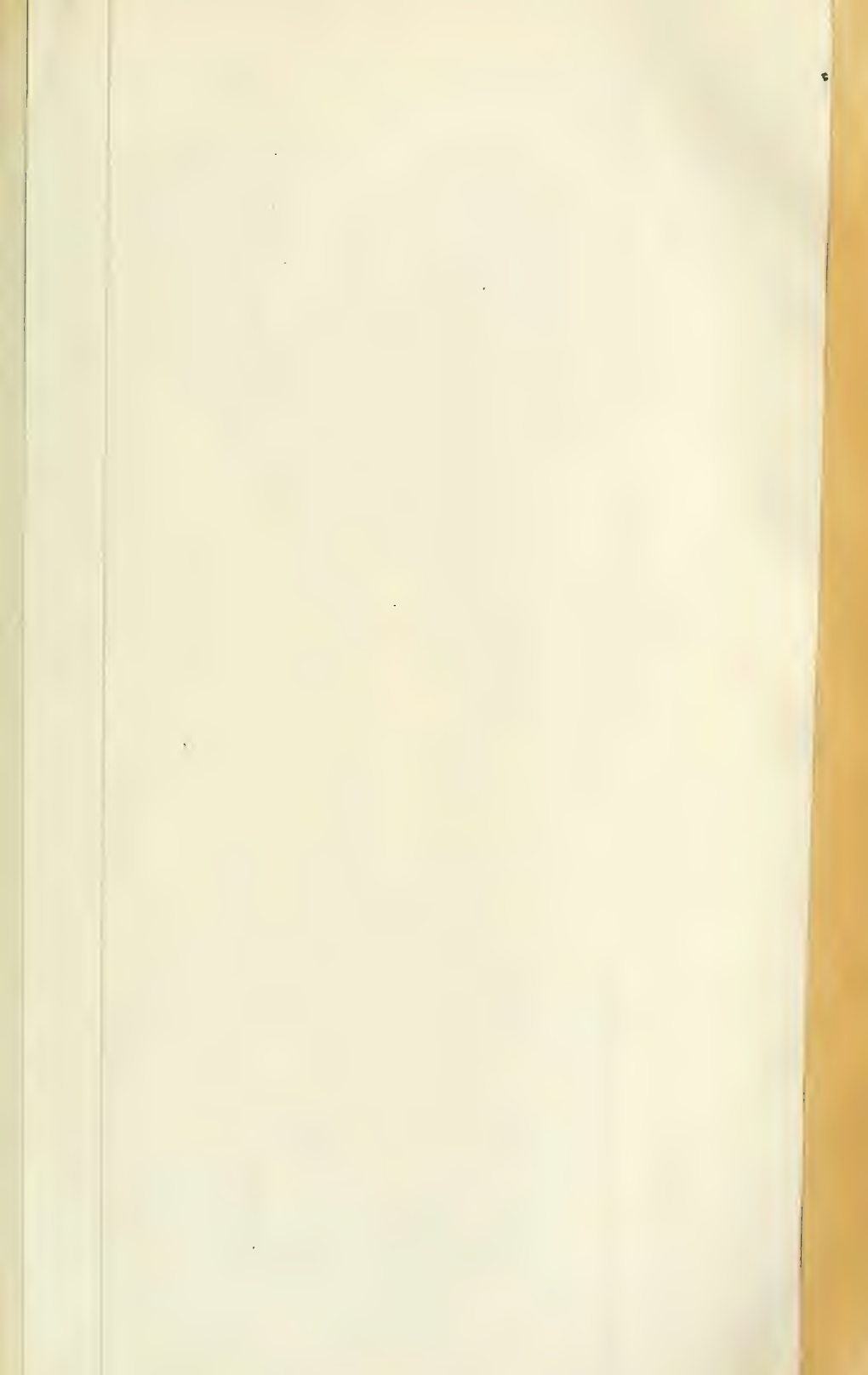
Am Herzen und an den großen Gefäßen kann man, allgemein gesprochen, zwei Schichten unterscheiden, nämlich eine innere, sehr dünne epitheliale Schicht, gewöhnlich »Endothelium« genannt, und eine äußere, viel dickere Lage von bekanntlich sehr verschiedenartiger Struktur, je nachdem man dieselbe am Herzen oder an den großen Gefäßen untersucht. Während über den Ursprung der letztgenannten wohl kein Zweifel besteht, sind die Meinungen über die Herkunft des Endothelium — jedenfalls wohl der wichtigsten Schicht — noch getheilt. Die Mehrzahl der Embryologen leitet dieselbe von dem mittleren Keimblatt ab, nach anderen dagegen nimmt das Endothelium nicht aus dem Mesoblast, sondern aus dem Hypoblast seinen

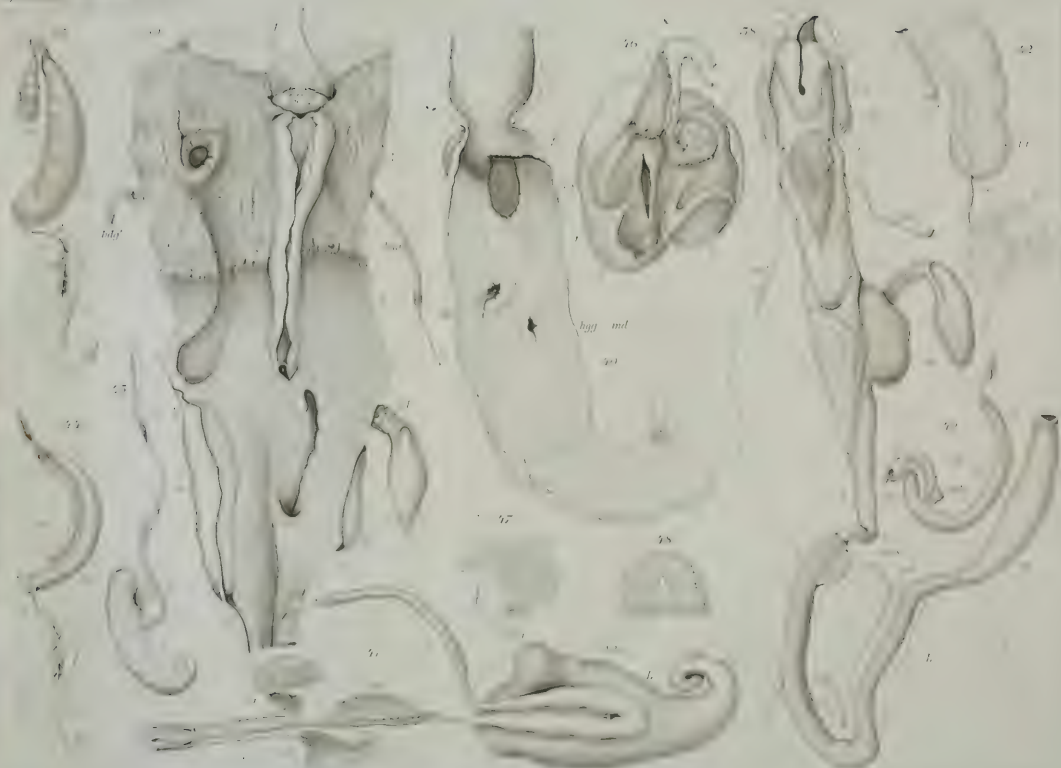












Ursprung, während RÜCKERT 17, eine vermittelnde Stelle annimmt, indem er beide genannte Keimblätter an der Anlage des Endothelium sich betheiligen lässt. Ich habe immer zu denjenigen gehört, die den Ursprung des Endotheliums aus dem Hypoblast vertheidigten (7, 8, 9, 11). Jede Gelegenheit habe ich ergriffen, um diesen höchst wichtigen, aber auch sehr schwierig zu verfolgenden Gegenstand beim Wirbelthier-Embryo weiter zu untersuchen. In Embryonen der Knorpelfische, oder besser gesagt, in denen des Dornhaies *Acanthias vulgaris*, denn nur diesen konnte ich in großen Serien genauer untersuchen, fand ich eine Thierform, welche am besten geeignet ist, in dieser schwierigen Frage Klarheit zu bringen. Denn nicht allein zeigt uns die Entwicklung des Dornhaies, dass das Endothelium des ganzen Gefäßsystems aus dem Hypoblast seinen Ursprung nimmt, sondern sie lehrt auch die höchst auffallende Thatsache kennen, dass das ganze Gefäßsystem, dass das Herz, die Aorta, die Venae omphalo-mesentericae, der Truncus arteriosus, um nur diese zu nennen, nichts Anderes sind als abgeschnürte Stücke des Urdarmes. Das Gastrovascularsystem der niedrigsten Metazoa kehrt hier in sehr verkürzten, aber unverkennbar deutlichen Zügen, noch einmal wieder. Die Entwicklung des Herzens und die erste Anlage der großen Gefäße verlaufen bei *Acanthias* ungemein schnell und die verschiedenen Stadien folgen einander mit solcher Raschheit, dass eine richtige Interpretation der oft sehr verwickelten Bilder große Schwierigkeiten bietet. Dazu kommt noch, dass, wie bei allen frühzeitig angelegten Organen, höchst wahrscheinlich auch bei der Entwicklung des Gefäßsystems Zustände in sehr verkürzten Zügen ontogenetisch sich wiederholen, deren Bedeutung vielleicht nur durch Vergleichung verschiedener, einander nahe stehender oder niedriger stehender Formen zu enträthseln ist. Manches ist mir denn auch unbekannt geblieben, Vieles nur lückenhaft bekannt geworden, aber Eines wird aus dem hier Mitzutheilenden mit Gewissheit hervorgehen, nämlich dies, dass der Hypoblast, aus welchem die innere Auskleidung des Darmtractus hervorgeht, aus welchem die innere Auskleidung der Respirationsorgane entsteht, aus dem die Blutgefäßdrüsen, Thymus und Thyreoidea sich bilden, auch das Keimblatt ist, aus dem die innere Auskleidung des Herzens und der Gefäße — das Endothelium — entsteht, und dass es höchst wahrscheinlich auch bei der embryonalen Blutbildung sich unmittelbar betheiligt. Die Entwicklung des Blutes will ich hier nicht besprechen, ich beschränke mich daher auf die Anlage des embryonalen Blutgefäß-

systems. Bekanntlich entstehen die ersten Blutzellen nicht im, sondern außerhalb des Embryo, nämlich im Blastoderm, aber aus Allem, was die Entwicklungsgeschichte des embryonalen Blutgefäßsystems lehrt, geht mit der größten Wahrscheinlichkeit hervor, dass sich nicht allein außerhalb des Embryo — im Blastoderm — sondern auch im Embryo selbst, aus dem Hypoblast Blutzellen bilden. Die Entwicklung des Herzens und der Aorta wird eingeleitet durch gewaltige Umwandlungen der hypoblastalen Zellen der Urdarmwand. Bei diesem Process spielt sich ein »Struggle for Live« ab unter den Elementen, welche die Urdarmwand aufbauen, der seines Gleichen wohl kaum findet. Nur einige bevorzugte Urdarmzellen, welche berufen sind, sich in die endotheliale Gefäßhaut zu verwandeln, bleiben hier erhalten; die überflüssig gewordenen werden aus dem Zellverbände gerückt, in die Urdarmhöhle resp. Herz- und Aortahöhle gedrängt und dann höchst wahrscheinlich durch die bevorzugten, welche erhalten blieben, verzehrt.

Die Gestalt der so verwandelten Urdarmzellen, aus welchen sich die endotheliale Gefäßhaut des Herzens und der Aorta bilden wird, ist eine sehr wechselnde. Bekanntlich besteht das Urdarmepithelium aus sehr schönen hohen Cylinderzellen, die dicht gedrängt neben einander stehen und einen gewöhnlich mehr oder weniger ovalen Kern besitzen. Bei jenen, welche bestimmt sind, an der Anlage der Endothelhaut des Herzens und der großen Gefäße sich zu betheiligen, nimmt der Kern eine mehr rundliche Form an. Weit bedeutender jedoch sind die Umgestaltungen des Zelleibes. Bei einigen wird derselbe so außerordentlich lang, dünn und zart, dass man sehr starke Vergrößerungen anwenden muss, um sich von seiner Anwesenheit zu überzeugen: sind die Embryonen gut konservirt, so zeigt er eine außerordentlich deutlich streifige Struktur; solche Zellen zeigen dann das Bild des schönsten Endothels, welches man sich denken kann (siehe Taf. XXIII Fig. 1). Eine solche lange, spindelförmige Zelle nimmt jetzt die Stelle ein, wo kurz vorher eine große Menge hoher schmaler Cylinderzellen lagerten; bei diesem Umwandlungsprocess muss daher eine große Menge Zellen zu Grunde gehen. Aber nicht immer nehmen die so verwandelten Urdarmzellen eine so lange spindelförmige Gestalt an, oft bilden sie Zellen, deren Leib sich in zahlreiche, äußerst feine und zarte Fortsätze verlängert, sie liegen bald vereinzelt, durch lange Fortsätze mit einander zusammenhängend, oder dicht an einander gedrängt, bald in Ketten, die mehrere Reihen stark sind, oder ein mehr maschiges Gewebe bilden. Liegen

die so verwandelten Urdarmzellen in Ketten und Haufen zusammen, dann spielt sich wahrscheinlich der eben genannte »Struggle for Live« hier noch weiter ab. Ich werde das so eigenthümlich metamorphosirte Urdarmepithel mit dem Namen von »Hämenchymzellen« oder »Hämenchymgewebe« bezeichnen, die Mehrzahl dieser Zellen bildet sich in Endothelium um, aber einige derselben scheinen sich unmittelbar in Blutzellen zu verwandeln. Die aus den Urdarmzellen entstandenen Hämenchymzellen zeigen direkt nach ihrer Anlage mitotische Theilungen.

RÜCKERT [17], der die Endothelzellen für die ersten großen Gefäßbahnen im Kopf und Rumpf des Embryo aus zwei verschiedenen Quellen hervorgehen lässt, nämlich aus dem Hypoblast der Darmwandung und dem den Darm umhüllenden Mesoblast, hat die in Rede stehenden Zellen schon sehr gut beschrieben. Ich citire seine Angabe wörtlich. Die Zellen der Gefäßanlage — so sagt er — erscheinen, wie bekannt, in Gestalt von bald platten, bald rundlichen, bald mit Ausläufern versehenen Elementen, welche einzeln oder in Ketten zusammenhängen, oder auch in kleinen Haufen zusammengeballt zur Beobachtung kommen. Ich werde sie im Folgenden unter der indifferenten Bezeichnung »Gefäßzellen« aufführen, da der Namen Endothelzellen für sie doch eigentlich erst passt, nachdem sie die charakteristische Gestalt der letzteren erlangt haben.

Oben habe ich schon hervorgehoben, dass bei der Umwandlung des Urdarmepithels in Hämenchymzellen nur einzelne bevorzugte bestehen bleiben, während die überflüssig gewordenen aus dem Zellverbände herausgedrängt werden, um nach regressiver Metamorphose höchst wahrscheinlich durch die erhalten gebliebenen verzehrt zu werden. Das Plasma dieser in »Struggle for Live« untergegangenen Zellen verliert seine äußerst feinfaserige Struktur und wird trübe, seine Kontouren werden undeutlich und unregelmäßig, das Chromatin verwandelt sich in eine große oder in mehrere kleinere Kugeln, die durch Farbstoffe außerordentlich stark tingirt werden. Besonders bei der Anlage der Aorta findet man in der Urdarm- resp. Aortahöhle solche Zelltrümmer in Haufen bei einander liegen, aber auch bei der Anlage des Herzens begegnet man denselben in großer Zahl.

Die Entwicklungsgeschichte des Herzens und der großen Gefäße bei Knorpelfischen ist bis jetzt noch wenig bearbeitet. BALFOUR hat

dieselbe in seiner berühmten Monographie nur kurz behandelt und es ist begreiflich, dass er, der die ganze Entwicklungsgeschichte der Knorpelfische studirte, jeden Untertheil nicht eben ausführlich untersuchen konnte, um so mehr, als der Entwicklungsprocess des Herzens und der großen Gefäße, wie wir gleich ausführlicher sehen werden, ungemein schnell verläuft. Ungefähr acht Jahre nach dem Erscheinen von BALFOUR's Monographie hat PAUL MAYER die Entwicklung des Herzens und der großen Gefäßstämme bei Selachiern eingehend untersucht. Seine Arbeit enthält aber wenig Brauchbares. Denn nicht allein ist ihm die Entwicklungsgeschichte des Herzens und der Aorta so gut wie vollkommen unbekannt geblieben, sondern auch was er über die Anlage der Dottersackgefäße (Umbilicalgefäße PAUL MAYER), sowohl der Dottersackvenen wie der so höchst merkwürdigen Dottersackarterie mittheilt, ist zum größten Theil irrig. Dagegen hat RÜCKERT (17) die Entwicklung des Herzens, zum Theil wenigstens, richtig erkannt.

Der Deutlichkeit wegen, und auch um nicht wiederholt in Beschreibungen des Entwicklungszustandes des Embryo zu verfallen, habe ich verschiedene Stadien (I—XII) angenommen, dieselben fallen alle zwischen Stadium *G* und *K* von BALFOUR, sie sind, besonders was die jüngeren angeht (Stadium I—VIII), in Beziehung zu den verschiedenen Entwicklungsstufen des Herzens gewählt.

Stadium I. Das Herz fehlt noch vollständig, die 1. Kiementasche hat sich angelegt, die 2. steht in Begriff sich anzulegen.

Stadium II. Die Entwicklung des Herzens fängt an, die 1. Kiementasche berührt jetzt unmittelbar die Epidermis, die 2. Kiementasche ist deutlicher geworden.

Stadium III. Die 2. Kiementasche hat sich noch weiter vorgewölbt.

Stadium IV. Die 2. Kiementasche ist jetzt so weit entwickelt, dass sie unmittelbar der Epidermis anliegt.

Stadium V. Die 1. und 2. Kiementasche sind noch völlig geschlossen, die 3. fängt an sich auszubilden.

Stadium VI. Die 1. Kiementasche steht in Begriff, nach außen durchzubrechen, die zweite ist noch vollkommen geschlossen, die dritte ist deutlicher geworden, aber erreicht die Epidermis noch nicht.

Stadium VII. Die 1. Kiementasche steht jetzt offen, die 2. und 3. Kiementasche sind noch geschlossen, die 4. fängt sich an zu entwickeln.

Stadium VIII. Die 1. Kiementasche steht offen, die 2. ist in Begriff durchzubrechen, die 3. ist noch völlig geschlossen, die Anlage der 4. ist deutlicher geworden.

Stadium IX. Die 1. und 2. Kiementasche stehen offen, die 3. und 4. sind noch geschlossen.

Stadium X. Die 1., 2. und 3. Kiementasche stehen offen, die 4. ist noch geschlossen, die 5. hat sich angelegt.

Stadium XI. Die 1., 2., 3. und 4. Kiementasche stehen offen, die 5. ist noch geschlossen, die 6. hat sich angelegt.

Stadium XII. Die 1., 2., 3., 4. und 5. Kiementasche stehen offen, die 6. ist noch geschlossen.

Von *Mustelus vulgaris* habe ich nur Embryonen aus Stadium X und Stadium XII untersuchen können.

PAUL MAYER und RÜCKERT haben die Dottersackgefäße mit dem Namen von: Arteria und Vena umbilicalis bezeichnet. Indem es mir besser scheint, diese Namen für die Allantoisgefäße zu reserviren, will ich die Dottersackgefäße lieber Arteria und Vena omphalo-mesenterica s. vitello-intestinalis nennen, es sind natürlich damit dieselben Gefäße gemeint.

Entwicklung des Herzens. Das Herz ist, wie gesagt, nichts Anderes als ein abgegliedertes Stück des Urdarmes. Bei Embryonen, bei welchen die erste Kiementasche gut ausgebildet und die zweite in der Anlage begriffen ist, beginnt seine Entwicklung. In dieser Periode hängt der Embryo noch durch einen sehr breiten Dotterstrang mit dem Blastoderm zusammen, nur der Vorderkopf und das

Fig. 1.

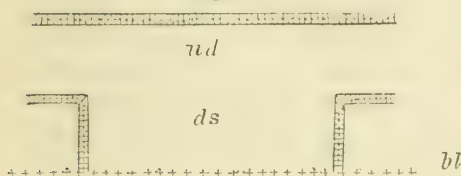


Fig. 2.

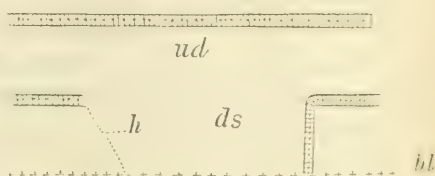


Fig. 3.

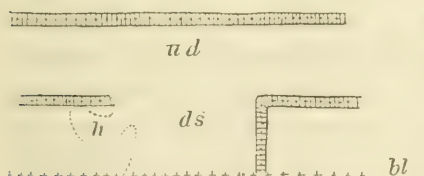
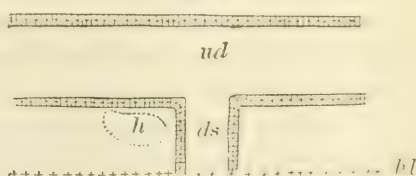


Fig. 4.



ud Urdarm, ds Dottersack, h Herz, bl Blastoderm.

Schwanzende sind frei. In dem in Rede stehenden Entwicklungsstadium findet man, dass die Zellen, welche den unteren Theil der Vorderwand und der angrenzenden Seitenwände der hypoblastalen Wandung des Dotterstranges resp. des Urdarmes begrenzen, sich in Hämenchymzellen umbilden. Indem nun der Embryo in der Richtung von vorn nach hinten sich allmählich vom Blastoderm weiter abschnürt, legt sich das Herz in demselben Grade weiter an: am

vorderen Ende des Embryo schnürt sich also der Urdarm eine Zeit lang nicht direkt, sondern indirekt, nämlich durch die Herzanlage, von dem Blastoderm ab resp. von dem Theil desselben, der als sogenannter Dotterdarm auf dem Nahrungsdotter liegen bleibt. Vorstehende Diagramme mögen die Verhältnisse verdentlichen (s. Holzschnitt Fig. 1—4).

Fig. 1. Das Herz hat sich noch nicht angelegt, der Urdarm hängt vermittels des noch sehr breiten Dotterstranges überall direkt mit dem Blastoderm zusammen. — Fig. 2. Der Embryo hat sich weiter abgeschnürt, das Herz hat seine Anlage begonnen. Herz und Urdarm stehen in der ganzen Länge der Herzanlage mit einander in kontinuierlichem Zusammenhang und durch Vermittelung des Herzens hängt der Urdarm mit dem Blastoderm zusammen. — Fig. 3. Die Abschnürung des Embryo ist noch weiter fortgeschritten, Urdarm und Herz fangen allmählich an, überall von einander sich abzugliedern; hinten dagegen hängt das Herz noch kontinuierlich mit dem Urdarm zusammen und vermittelt so den Zusammenhang des Urdarmes mit dem Blastoderm, während es auch an seinem vorderen Ende noch innig mit der ventralen Urdarmwand verbunden ist. — Fig. 4. Das Herz hat sich in seiner ganzen Länge vom Urdarm abgeschnürt, nur an seinem vorderen Ende steht es noch mit der ventralen Urdarmwand in kontinuierlichem Zusammenhang; die vordere Abschnürungsstelle des Embryo vom Blastoderm liegt jetzt hinter dem Herzen und der Urdarm hängt wieder direkt mit dem Blastoderm zusammen.

Aus dem Mitgetheilten folgt also, dass das Herz nach zwei Richtungen wächst, nämlich nach vorn und nach hinten, der am frühesten angelegte Theil entspricht etwa dem Bulbus arteriosus, sein Wachsthum nach hinten hält verständlich gleichen Schritt mit der Abschnürung des Embryo vom Blastoderm, und in demselben Grade als der Vorderdarm in einer größeren Strecke frei wird, bildet sich allmählich die Kammer, die Vorkammer und der Sinus venosus. Nach der Anlage des Sinus venosus schnürt sich das Herz vollständig vom Urdarm ab. Nach vorn verlängert sich der Bulbus arteriosus in den Truncus arteriosus, aus welchem die ventralen Stücke der Kiemenarterien hervorsprossen. Das hintere Ende des Truncus arteriosus bleibt mit der ventralen Urdarmwand so lange kontinuierlich verbunden, bis alle Kiemenarterien sich angelegt haben, erst dann schnürt er sich vom Urdarm ab und wird überall vollkommen frei.

Das Herz legt sich paarig an, die doppelseitige Anlage des-

selben wird bedingt durch die doppelseitige Anlage der Vena omphalo-mesenterica (Vena umbilicalis PAUL MAYER), nicht durch die Duplicität der Vena subintestinalis, wie PAUL MAYER behauptet hat, denn diese hat mit der Anlage des Herzens nichts zu thun. Die Vena subintestinalis entwickelt sich nämlich verhältnismäßig spät, wenn das Herz sich schon zum größten Theil angelegt hat, dagegen gehören die Venae omphalo-mesentericae zu den am frühesten sich entwickelnden Gefäßen, sie entstehen als eine bilaterale Ausstülpung der Urdarmwand, und das Herz ist nichts Anderes als ihre unmittelbare Fortsetzung.

Es ist unbedingt nöthig, mit dem Embryo immer auch das Blastoderm zu schneiden, denn gerade bei der Abschnürung des Embryo vom Blastoderm spielen sich die wichtigsten Processe bei der Herzbildung ab. Bei Embryonen, bei welchen die zweite Kiementasche sich anzulegen anfängt, beginnt die Bildung des Herzens; wenn vier Kiementaschen vorhanden und die beiden vordersten nach außen durchgebrochen sind, hat sich das Herz vollständig angelegt: nichts deutet dann mehr darauf, dass dasselbe ein abgeschnürtes Stück des Urdarmes ist.

Nach diesen allgemeinen Betrachtungen will ich die Entwicklung des Herzens etwas genauer beschreiben.

Stadium I. Es ist für die Deutlichkeit wohl am besten, von einem Entwicklungsstadium auszugehen, in welchem das Herz noch vollständig fehlt, aber doch in Begriff steht, sich anzulegen. Von einem solchen Embryo stellt Taf. XXII Fig. 1 einen Schnitt vor, derselbe liegt fast unmittelbar hinter der vorderen Abschnürungsstelle des Embryo vom Blastoderm. Die Urdarmwand zeigt nichts Besonderes, überall besteht sie aus sehr hohen Cylinderzellen, auffallend ist jedoch die in dorso-ventraler Richtung beträchtliche Höhe des Urdarmes; in seinem unteren Theil zeigt er eine schwache bilaterale Ausstülpung, welche bei dem einen Embryo viel deutlicher als bei dem anderen ist und oft auch ganz fehlt; unterhalb dieser Ausstülpung treten die Wände des Urdarmes sehr dicht an einander, berühren sich fast, um dann wieder von einander sich zu entfernen, um in den Hypoblast des Blastoderms resp. des Dottersackes sich fortzusetzen. Man kann also an diesem Theil des Urdarmes drei Abschnitte unterscheiden, *a* einen größeren und zwei kleinere, ich will dieselben einfach *a*, *b* und *c* nennen. Aus *c* entsteht das Stück des Urdarmes, welches auf dem Blastoderm liegen bleibt, der sogenannte Dotterdarm, das Stück *a* braucht keine weitere Erklärung,

und aus dem Stück *b* entwickelt sich das Herz, nachdem sich hier die Urdarmzellen erst in Hämenchymzellen umgewandelt haben, während die bilateralen Ausstülpungen *b'*, *b'* in sehr naher Beziehung stehen, wenn nicht die Anlage der paarigen Venae omphalo-mesentericae bilden, die, wie wir gleich sehen werden, gleichzeitig mit dem Herzen angelegt werden. In der Gegend, aus welcher der Querschnitt genommen ist, hat der periphere Mesoblast den centralen noch nicht erreicht. Ein Paar Schnitte weiter cranialwärts hat der Urdarm sich vom Blastoderm abgeschnürt, das Cölom bleibt jedoch paarig bis zu seinem cranialen Ende, indem der rechtsseitige Mesoblast auch unterhalb des Urdarmes sich noch nicht mit dem linksseitigen vereinigt hat.

Stadium II. In diesem Entwicklungsstadium fängt das Herz an sich anzulegen. Äußerlich unterscheiden sich die Embryonen dieser Periode noch in nichts von den der vorigen, auch die innere Organisation hat nur sehr wenig Fortschritte gemacht, allein ich finde die zweite Kiementasche etwas deutlicher angelegt als in dem vorigen Stadium. Die Entwicklung des Herzens beginnt, wie wir gesehen haben, mit der Umbildung von den Hypoblastzellen der Urdarmwand in Hämenchymzellen. Fig. 2 und 3 auf Taf. XXII stellen zwei Querschnitte durch einen Embryo aus diesem Stadium vor. In dem auf Fig. 2 abgebildeten Querschnitt, hängt der Urdarm noch mit dem Blastoderm zusammen resp. mit dem Theil desselben, welcher als sogenannter Dotterdarm auf dem Dotter liegen bleibt. An dem Urdarm kann man jetzt, wie man sieht, zwei ganz verschiedene Partien unterscheiden, einen dorsalen Abschnitt, dessen Wände aus hohen Cylinderzellen bestehen, die Anlage des eigentlichen Darmes, und einen ventralen Abschnitt, dessen Wände aus Hämenchymzellen gebildet sind, — die Anlage des Herzens. — Den letztgenannten Theil des Urdarmes, werde ich, so lange er noch kontinuierlich mit dem erstgenannten zusammenhängt »Herzdarm« nennen. Der Herzdarm vermittelt den Zusammenhang des Urdarmes mit dem Blastoderm. Verfolgt man die Serie weiter nach hinten zu, dann nehmen die Hämenchymzellen allmählich wieder die Gestalt von prächtigen, hohen Cylinderzellen an und es kehren die Bilder wieder, wie Taf. XXII Fig. 1 sie zeigt. Verfolgt man die Serie weiter cranialwärts, dann schnürt sich der Herzdarm allmählich vom Blastoderm, resp. vom Dotterdarm ab und man erhält Bilder wie Taf. XXII Fig. 3 eines zeigt. Noch mehr cranialwärts wird der Herzdarm in dorso-ventraler Richtung niedriger, bis er schließlich vollständig verschwindet und

die Zellen der ventralen Urdarmwand allmählich wieder die Gestalt von hohen Cylinderzellen annehmen. In diesem Entwicklungsstadium hat der periphere Mesoblast den centralen ebenfalls noch nicht erreicht. Er ist überall noch paarig (das freie Schwanzende des Embryo haben wir hier natürlich nicht zu berücksichtigen, denn auch in dem vorderen freien, d. i. abgeschnürten Theil des Embryo hat sich der Mesoblast der einen Seite unter dem Herzdarm noch nicht mit dem der anderen Seite vereinigt. In Fig. 2 findet man jederseits des Herzdarmes ein kleines Gefäß, — die Anlage der Vena omphalo-mesenterica. — sie ist nur auf ein paar Schnitten zu sehen, dann verschwindet sie. In dem am frühesten gebildeten Theil des Herzens, welcher dem Bulbus arteriosus und der Kammer entspricht, habe ich keine doppelseitige Anlage nachweisen können, dieselbe wird erst deutlich, wenn die Vorkammer und der Sinus venosus sich anzulegen anfangen.

Stadium III. Äußerlich zeigt der Embryo dieses Stadiums noch gar keinen Unterschied von dem des vorigen, nur hat sich die zweite Kiementasche noch etwas weiter vorgewölbt. Taf. XXII Fig. 5 und 6 sind die Abbildungen zweier Querschnitte durch einen Embryo aus dieser Entwicklungsperiode. Der Querschnitt, von welchem Fig. 5 ein Stück vorstellt, liegt eben hinter der vorderen Abschnürungsstelle, der Urdarm hängt hier demnach noch vollständig mit dem Dotterdarm zusammen. Rechts und links zeigt die Urdarmwand eine sehr deutliche Ausstülpung, die Anlage der Vena omphalo-mesenterica. Auf dem nach hinten nächstfolgenden Schnitt sind die genannten Ausstülpungen vollständig von der Urdarmwand abgeschnürt, um fast unmittelbar darauf caudalwärts zu verschwinden. Cranialwärts von dem abgebildeten Schnitt nehmen sowohl die Zellen, welche die Anlage der Venae omphalo-mesentericae bilden, wie die des Urdarmes selbst (so weit derselbe sich nämlich an der Bildung des Herzens theilnimmt) die Gestalt von Hämenchymzellen an und schnürt sich der Urdarm vermittelst des Herzdarmes vom Blastoderm, resp. vom Dotterdarm ab (siehe Fig. 6). Der Herzdarm hängt hier noch durch einen zarten Zellfortsatz mit dem Dotterdarm zusammen: sehr deutlich sind die beiden Venae omphalo-mesentericae, die noch weiter cranialwärts allmählich verschwinden. Der Herzdarm besteht hier aus sehr wenig protoplasmareichen Zellen, deren Fortsätze einander in verschiedenen Richtungen kreuzen und so ein schwammiges Gewebe bilden, dessen Hohlräume frei mit der Urdarmhöhle communiciren. So weit der Herzdarm reicht, hängt er kontinuierlich mit dem Urdarm

zusammen, bis schließlich die Zellen der ventralen Urdarmwand wieder die Gestalt gewöhnlicher Cylinderzellen annehmen. Auch in diesem Stadium hat der periphere Mesoblast den centralen noch nicht erreicht, aber die Entwicklung desselben ist doch in so weit fortgeschritten, als der Mesoblast der einen Seite unterhalb des Herzdarmes sich schon mit dem der anderen Seite vereinigt hat, es ist dies jedoch nur in ein paar Schnitten der Fall, dann wird das Cölom wieder paarig, um es bis zu seinem Verschwinden zu bleiben.

Stadium IV. Die zweite Kiementasche ist jetzt so weit entwickelt, dass sie sich der Epidermis anlegt, äußerlich weichen sonst die Embryonen dieser Periode in nichts von denen des vorigen Stadiums ab. Taf. XXII Fig. 7, 8, 9 sind drei Querschnitte durch einen Embryo aus dieser Entwicklungsperiode. Fig. 7 ist die Abbildung des Schnittes, welcher am meisten hinterwärts, eben vor der Abschnürungsstelle liegt. Die beiden Venae omphalo-mesentericae sind hier sehr deutlich, sie hängen jederseits mit den Wänden des Herzdarmes zusammen, stehen aber nicht mit der Herzdarmhöhle in freiem Zusammenhang. Weiter hinterwärts, wo der Embryo noch mit dem Blastoderm verbunden ist, vermittelt der Herzdarm den Zusammenhang des Urdarmes mit dem Dotterdarm resp. dem Blastoderm; noch weiter caudalwärts nehmen die Herzdarmzellen allmählich wieder die Gestalt von hohen cylinderförmigen Urdarmzellen an und die Venae omphalo-mesentericae verschwinden. Fig. 8 ist die Abbildung des Schnittes, welcher um zwei weiter cranialwärts liegt, als der, welchen Fig. 7 vorstellt. Die beiden Venae omphalo-mesentericae stehen hier in freier Kommunikation mit der Herzdarmhöhle, wodurch die doppelseitige Anlage des Herzens sich in vollster Deutlichkeit zeigt. Noch weiter cranialwärts faltet sich der Herzdarm auf dem einen Schnitt deutlicher, auf dem anderen weniger deutlich vom Urdarm ab, aber obgleich das Cölom hier unpaar ist, vereinigt sich zwischen Urdarm und Herzdarm die Splanchnopleura der einen Seite noch auf keinem Schnitte mit der der anderen Seite. Nur auf ein paar Schnitten zeigt sich die Herzanlage deutlich doppelseitig, dann fangen die Hämenchymzellen an, sich in meist verschiedenen Richtungen durch einander zu flechten, ein eigenthümlich spongiöses Gewebe bildend, welches auf jedem Schnitt wechselt. Einen Schnitt ganz vorn zeigt Fig. 9. Die Herzanlage, oder hier wohl besser gesagt, die Anlage des Truncus arteriosus besteht nur noch aus einigen wenigen Hämenchymzellen, kontinuierlich mit der Urdarmwand zusammenhängend, um dann gänzlich zu verschwinden. Der Mesoblast

ist hier wieder paarig geworden und setzt sich unmittelbar in die Kiemenbogen fort.

Stadium V. Von diesem Stadium will ich einfach angeben, dass es hier für das erste Mal zu einer vollständigen Trennung von Herzdarm und Urdarm kommt, indem zwischen Herzdarm und Urdarm die Splanchnopleura der einen Seite mit der der anderen sich vereinigt, dadurch bekommt das Herz also einen vollständigen mesoblastalen Überzug — die Anlage des Myocardium. Vorn und hinten stehen jedoch Herzdarm und Urdarm noch mit einander in kontinuierlichem Zusammenhang. Dieses Entwicklungsstadium charakterisirt sich auch dadurch, dass dort, wo das Vorderende des Herzdarmes — die Anlage des Truncus arteriosus — mit der ventralen Urdarmwand noch vollständig zusammenhängt, letztgenannte eine knopfartige Ausstülpung bildet. Da ich die Entwicklung des Truncus arteriosus, gleichzeitig mit jener der Kiemenarterien nachher beschreiben werde, beschränke ich mich hier auf die weitere Anlage des Herzens.

Stadium VI. Dieses Stadium ist das interessanteste; denn in demselben zeigt sich die doppelseitige Herzanlage in vollster Deutlichkeit, die Bildung der Aorta ist am schönsten zu verfolgen und auch die äußerst merkwürdige Arteria omphalo-mesenterica kommt zur Entwicklung. Taf. XXII Fig. 15—20 zeigen fünf Querschnitte durch einen Embryo aus dieser Periode. Der Querschnitt in Fig. 15 liegt gerade an der vorderen Abschnürungsstelle des Embryo vom Blastoderm. Der Herzdarm steht noch durch ein Paar äußerst zarte Zellfortsätze mit dem Dotterdarm in Zusammenhang. Von den beiden Venae omphalo-mesentericae ist besonders die linksseitige sehr groß, beide zeigen sich noch deutlich als eine bilaterale Ausstülpung der Herzdarmwand. Auf dem nächstfolgenden Schnitt caudalwärts sind die Venae omphalo-mesentericae von der Herzdarmwand abgeschnürt, der Urdarm steht deutlicher durch Vermittelung des Herzdarmes mit dem Dotterdarm in Zusammenhang. Noch weiter caudalwärts nehmen die Zellen der Herzdarmwand allmählich wieder mehr die Gestalt von gewöhnlichen cylindrischen Urdarmzellen an und der Urdarm hängt noch in gewöhnlicher Weise mit dem Blastoderm zusammen. Vor der letztgenannten Stelle sind die beiden Venae omphalo-mesentericae schon sehr undeutlich geworden, um dann allmählich noch weiter caudalwärts gänzlich zu verschwinden. Verfolgt man die Serie cranialwärts, so ist auf dem Schnitt, von welchem Fig. 16 eine Abbildung zeigt, der Embryo vollständig vom Blastoderm resp. vom Dotter-

darm abgeschnürt, die Splanchnopleura der einen Seite vereinigt sich unter dem Herzdarm mit der der anderen Seite und die beiden Venae omphalo-mesentericae rücken jetzt ganz an die ventrale Seite des Urdarmes; mit anderen Worten: die Herzanlage zeigt sich hier als eine bilaterale aber asymmetrische Ausstülpung der Urdarmwand (siehe Fig. 16). Die Urdarmhöhle und die doppelseitige Herzdarmhöhle stehen mit einander in freier Kommunikation, die große linksseitige Herzdarmhöhle durch eine große, die kleine rechtsseitige Herzdarmhöhle durch eine kleine Öffnung (Fig. 16). Mehr cranialwärts schnürt sich der Herzdarm — oder das Herz wie man es jetzt wohl nennen kann — vollständig vom Urdarm ab und die Zellen der ventralen Urdarmwand verwandeln sich wieder in gewöhnliche Cylinderzellen (siehe Fig. 17). Die rechtsseitige Herzhälfte wird immer größer je weiter man cranialwärts kommt, bis beide Abtheilungen in Größe einander fast gleich sind (Fig. 17). Dann vereinigen sich die beiden Hälften, trennen sich wieder, um wieder mit einander zu verschmelzen und dann ein einfaches Rohr zu bleiben. Zwischen Herz und Darm vereinigt sich die rechtsseitige Splanchnopleura mit der linksseitigen und bildet ein Mesocardium superius (siehe Fig. 18), auf einigen Schnitten bleibt dasselbe bestehen, verschwindet, kehrt wieder, um nochmals zu verschwinden. Das Lumen des Herzrohres wird enger und man kommt allmählich zu dem Theil desselben, welcher dem Truncus arteriosus entspricht. Nachdem das Mesocardium superius nochmals wiedergekehrt war, trennen sich die Splanchnopleurae zwischen Herz und Darm von einander, das Herz nähert sich wieder der Urdarmwand, um noch weiter cranialwärts mit ihr zu verschmelzen (Fig. 19). Bis zu dieser Stelle haben die Zellen der Herzwand — ich meine die der späteren endothelialen Haut, schon zum Theil sehr deutlich die Gestalt eines Endotheliums angenommen. Sobald das Herz resp. der Truncus arteriosus mit der Urdarmwand zu verwachsen anfängt, nehmen die oben genannten Zellen wieder mehr die Gestalt von Hämenenchymzellen an und bilden ein unregelmäßiges, schwammiges Gewebe von sehr wechselnder Form, das mit der schon genannten knopfförmigen Verlängerung der ventralen Urdarmwand vollständig verschmilzt.

Stadium VII. Der Kopfdarm hat sich jetzt so weit vom Blastoderm abgeschnürt, dass das aus seinem ventralen Abschnitt sich bildende Herz nicht mehr den Zusammenhang des Urdarmes mit dem Blastoderm vermittelt, sondern dort, wo der Embryo mit dem Blastoderm zusammenhängt, setzt sich die Urdarmwand wieder unmittel-

bar in den Hypoblast des Dottersackes fort. Mit anderen Worten: Der Embryo hat sich jetzt so weit vom Blastoderm abgeschnürt, dass die Hinterwand des Herzens, resp. des Theiles desselben, welcher dem Sinus venosus entspricht, unmittelbar vor der Vorderwand des Dotterstranges liegt. Urdarm und Herzdarm hängen hinten nur noch in der Gegend des Sinus venosus zusammen: die Duplicität des Herzens ist bei dem einen Embryo fast vollständig verschwunden, bei dem anderen dagegen noch in vollster Deutlichkeit vorhanden. Taf. XXIII Fig. 5 stellt einen Querschnitt durch einen Embryo dieses Stadiums vor, der Schnitt geht durch den hintersten Theil der Herzanlage — durch den Sinus venosus, der hier kontinuierlich mit dem Urdarm zusammenhängt. Unterhalb des Herzdarmes hat sich der rechtsseitige Mesoblast mit dem linksseitigen vereinigt und ist demnach das Cölom unpaar. Weiter kopfwärts schnürt sich der Herzdarm vom Urdarm ab, die Splanchnopleura der einen Seite vereinigt sich zwischen Herzdarm und Urdarm mit der der anderen Seite und die Zellen der ventralen Urdarmwand nehmen wieder Cylinderform an. Die Bilder weiter kopfwärts brauche ich wohl nicht zu beschreiben, sie sind genügend bekannt. Nur auf einem Schnitt war bei diesem Embryo von der doppelseitigen Herzanlage etwas zu sehen, bei zwei anderen Embryonen desselben Alters war dieselbe jedoch noch sehr deutlich, wie Taf. XXIV Fig. 2 zeigt. Verfolgt man die Serie, von welcher Taf. XXIV Fig. 2 einen Schnitt vorstellt, kopfwärts, so findet man, dass das Herz sich vom Darm abschnürt, noch bevor beide Herzhälften sich vereinigt haben, dadurch ist die freie Kommunikation der Herzdarmhöhle mit der Urdarmhöhle hier bei Weitem nicht so deutlich wie beim eben genannten Embryo desselben Entwicklungsstadiums. Caudalwärts schnüren sich beide Herzhälften, die bei diesem Embryo sehr wenig an Größe von einander verschieden sind, ebenfalls vom Urdarm ab und setzen sich noch weiter hinterwärts in die Venae omphalo-mesentericae fort siehe Taf. XXIV Fig. 3; die Zellen der ventralen Urdarmwand nehmen allmählich wieder die Gestalt von Cylinderzellen an und gerade an der Stelle, wo die am meisten axial gelegenen Zellen der ventralen Urdarmwand, in Begriff stehen sich in Cylinderzellen zu verwandeln, nähert man sich der Gegend, wo der Embryo noch mit dem Blastoderm zusammenhängt.

Stadium VIII. Die Hinterwand des Herzens (Sinus venosus) liegt jetzt schon eine Strecke weit vor dem Dotterstrang, die Duplicität der Herzanlage ist vollständig verschwunden, das Lumen des

Sinus venosus steht mit dem des Urdarmes nur noch in kontinuierlichem Zusammenhang, die Leber beginnt sich anzulegen. Taf. XXIV Fig. 6 bis 10 sind die Abbildungen von vier Querschnitten durch einen Embryo der in Rede stehenden Entwicklungsperiode; von denselben liegt Fig. 6 am meisten cranialwärts. Die weiter kopfwärts gelegenen brauche ich nicht zu beschreiben, indem hier das Herz überall ein selbständiges Rohr bildet, welches in seinem mittleren Theil vollständig frei, vorn und hinten dagegen durch ein Mesocardium superius am Kopfdarm verbunden ist. Auf dem Schnitt Fig. 6 trennt sich die Splanchnopleura der einen Seite zwischen Urdarm und Herz (nämlich dem Theil desselben, der dem Sinus venosus entspricht) wieder von der der anderen Seite, wodurch Darmepithel und Herzendothel mit einander in unmittelbare Berührung kommen. Einen um drei mehr caudalwärts liegenden Schnitt zeigt Fig. 7. Die Höhlung des Urdarmes steht hier mit der des Herzens (Sinus venosus) noch in unmittelbarer Verbindung: dieser Zusammenhang zeigt sich jedoch nur auf einem Schnitt. vor und hinter demselben hängt das Darmepithel mit dem Herzendothel noch wohl zusammen, aber Darmhöhle und Herzhöhle communiciren nicht mehr frei. Weiter caudalwärts nimmt der Sinus venosus die Gestalt eines platten Sackes an mit zwei seitlichen Fortsätzen, die beiden Venae omphalo-mesentericae, während der Urdarm eine bilaterale Ausstülpung zeigt, die Anlage der Leber (siehe Fig. 8). Verfolgt man die Schnittserie noch weiter caudalwärts, dann kommt man in die Gegend, wo der Embryo noch mit dem Blastoderm zusammenhängt. Die beiden Venae omphalo-mesentericae, welche weiter kopfwärts zusammenfließend den Sinus venosus bilden, liegen hier gerade oberhalb der Leberausstülpung unmittelbar der Urdarmwand an und die linke Vena omphalo-mesenterica ist wie man sieht, bedeutend mächtiger als die rechtsseitige (siehe Fig. 9).

Stadium IX. Das Herz bildet jetzt ein überall selbständiges, aber noch gerades Rohr, nur an seinem vorderen Ende, am Truncus arteriosus, hängt es mit dem Darmepithel noch innig zusammen. Auf Taf. XXIII Fig. 10, 11, 12 sind drei Querschnitte durch einen Embryo aus diesem Stadium abgebildet: der erstgenannte Schnitt geht durch den Sinus venosus: Herz und Darm haben beide hier noch ihre eigene splanchnopleure Wand. Ein paar Schnitte weiter caudalwärts trennt sich die Splanchnopleura der einen Seite, zwischen Herz und Darm, wieder von der der anderen Seite, dadurch kommt die endotheliale Herzwand in unmittelbare Berührung mit der epithelialen Darmwand

(siehe Fig. 11): beide bleiben jedoch überall vollkommen selbständig. Noch mehr nach hinten zu nähert man der Gegend, wo der Embryo noch mit dem Blastoderm durch den Dotterstrang verbunden ist — wie Fig. 12 zeigt — jederseits neben dem Darm liegt die Vena omphalo-mesenterica, welche weiter cranialwärts durch ihren Zusammenfluss den Sinus venosus bilden, die Vena omphalo-mesenterica sinistra ist hier um etwas bedeutender als die dextra.

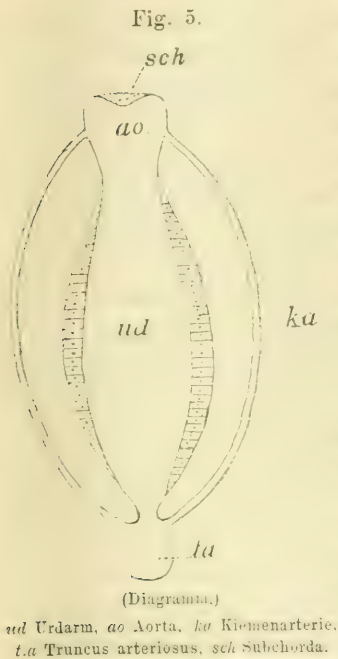
Obgleich ich jetzt alle Processe, welche sich auf dem Blastoderm abspielen, außer Betracht lasse, so will ich doch auf die höchst merkwürdige Erscheinung hinweisen, welche der Urdarm in diesem Entwicklungsstadium in der Gegend zeigt, wo er bei seiner Abschnürung vom Blastoderm sich in den sogenannten Dotterdarm fortsetzt. Hier verwandelt sich nämlich das Cylinderepithelium des Urdarmes in ein Hämenchymgewebe, welches dem schönsten, sogenannten Mesenchymgewebe an die Seite gestellt werden kann (siehe Taf. XXIV Fig. 10). Die großen Cylinderzellen bilden sich in Zellen um, deren Leib sich in äußerst zarte Fortsätze verlängert, welche überall mit einander anastomosirend, ein Netzwerk mit theils großen, theils kleinen Maschen bilden. Es handelt sich hier nicht um Zellen, die sich abspalten, sondern um eine unmittelbare Verwandlung des prächtigen, hohen Urdarmepithels in ein dem reticulären Bindegewebe vollkommen ähnliches Gewebe. In einer späteren Arbeit über die Blutbildung auf dem Dottersack werde ich auf die hohe Bedeutung dieses Processes ausführlicher zurückkommen.

Entwicklung des Truncus arteriosus und der Kiemenarterien. Ich werde jetzt die Entwicklung des Truncus arteriosus und der Kiemenarterien etwas ausführlicher beschreiben. Bekanntlich entstehen die Kiementaschen nicht alle gleichzeitig, sondern es wird erst die erste, dann die zweite etc. angelegt. Vollkommen dasselbe gilt von den Kiemenarterien: ihre Entwicklung hält gleichen Schritt mit der Anlage der Kiementaschen und der Kiemenbogen. An jeder Kiemenarterie kann man ein dorsales und ein ventrales Stück unterscheiden, ersteres entsteht als eine Ausstülpung der Aorta, letzteres als eine Ausstülpung des Truncus arteriosus, beide wachsen einander entgegen und vereinigen sich. Indem nun die Aorta, wie wir gleich sehen werden, ebenfalls nichts Anderes als ein abgegliedertes Stück des Urdarmes ist, geht daraus hervor, dass auch die Kiemenarterien abgegliederte Stücke des Urdarmes sind (siehe Holzschnitt Fig. 5). Ich beschränke mich auf die Entwicklung der ventralen Stücke der Kiemenarterien. Ihre erste An-

lage finde ich bei Embryonen aus Stadium V. In dieser Periode bildet der Urdarm dort, wo das vordere Ende des Herzdarmes — die Anlage des Truncus arteriosus — mit ihm verschmilzt, eine kleine knopfartige Verlängerung, die nur auf ein Paar Schnitten zu sehen ist und dann wieder verschwindet. Bevor das vordere Ende des Herzdarmes mit diesem Knopf verwächst, giebt er rechts und

links ein Paar Zellen ab, die ebenfalls nur auf einigen Schnitten zu sehen und dann nicht weiter zu verfolgen sind. Diese kleinen, äußerst winzigen Zellstränge bilden die Anlage für die beiden Endäste des Truncus arteriosus, aus welchen die ventralen Stücke der ersten und zweiten Kiemenarterien entspringen, sie liegen unmittelbar rechts und links von dem genannten Knopf, dort, wo dieser die Urdarmwand verlässt.

Bei Embryonen aus Stadium VI ist dieser knopfartige Ursprung deutlicher geworden, wie Taf. XXII Fig. 20 zeigt; rechts und links neben demselben liegen die Zellstränge *ta'*, aus welchen die ventralen Stücke der ersten und zweiten Kiemenarterie hervorgehen. Verfolgt man die Serie caudalwärts, dann findet man diesen Knopf in Hämenchymzellen aufgelöst, aus welchen sich der Truncus arte-



rius aufbaut, und mit diesen Zellen vereinigen sich auch die Zellen der eben genannten Stränge. Weiter cranialwärts von dem abgebildeten Schnitte erhält der Knopf eine Höhlung, die unmittelbare Fortsetzung der Urdarmhöhle, um dann allmählich zu verschwinden. Ich will diese knopfartige Ausstülpung des Kopfdarmes »Truncus-Ausstülpung« nennen, wir werden nämlich sehen, dass aus ihrem ventralen Abschnitt der Truncus arteriosus sich entwickelt, während aus ihrer dorsalen Partie die ventralen Stücke der dritten, vierten etc. Kiemenarterie hervorsprossen. Ob bei Embryonen aus Stadium VI die Thyreoidea sich schon anzulegen anfängt, kann ich nicht mit Bestimmtheit sagen, sicher ist dies aber bei Embryonen aus Stadium VII der Fall. Auch in dieser Periode hat der Truncus arteriosus sich noch so wenig differenziert, dass er eigentlich noch zum größten

Theil ein integrierendes Stück des Urdarmes ist. Bei Embryonen aus diesem Entwicklungsstadium zeigt nun der Kopfdarm unmittelbar vor der genannten knopfförmigen Ausstülpung noch eine eigenthümliche Bildung, die nur ganz kurze Zeit besteht. Ich will dieselbe hier nur kurz berühren und nachher ausführlicher betrachten. Taf. XXIV Fig. 4, 5 sind zwei Längsschnitte durch einen Embryo aus diesem Stadium, erstgenannter geht fast, aber doch nicht vollständig axial, er zeigt die Thyreoidea-Ausstülpung *th*, die sich bekanntlich in der Gegend des Kieferbogens bildet und die Truncus-Ausstülpung *tr.v*, die in der Gegend des Hyoidbogens sich befindet, letztgenannte setzt sich in die Hämenchymzellen des Truncus arteriosus caudalwärts unmittelbar fort. Der Längsschnitt, von welchem Fig. 5 eine Abbildung vorstellt, liegt mehr lateral, er zeigt die erste und zweite Kiemenarterie, die jetzt schon vollständig fertig sind. Indem die Kopfaorta dem Truncus arteriosus in Entwicklung voraus ist, bestehen die Wände der dorsalen Stücke der beiden vordersten Kiemenarterien schon aus sehr schönem Endothelium, während die ventralen Stücke noch aus Hämenchymzellen bestehen. Von einem Embryo desselben Alters stellen Taf. XXIII Fig. 6—9 drei Querschnitte vor. Der Querschnitt Fig. 6 liegt am meisten caudalwärts.

Nachdem der Truncus arteriosus zwei Fortsätze abgegeben hat — die Anlagen des gemeinschaftlichen Stammes für die ventralen Stücke der ersten und zweiten Kiemenarterien —, verschmilzt er vollständig mit der ventralen Kopfdarmwand, welche sich hier axial auszustülpfen anfängt. Weiter kopfwärts wird die Ausstülpung deutlicher, sie enthält eine ziemlich bedeutende Höhle und ihre Wand verlängert sich rechts und links in einen Fortsatz (Taf. XXIII Fig. 7 *a* und *a'*). Einen Schnitt noch weiter cranialwärts zeigt Fig. 8, er geht durch die Thyreoidea-Einstülpung. Indem bekanntlich durch die starke Kopfkrümmung die Kiementaschen in dorso-ventraler Richtung schräg verlaufen, so findet man auf dem Querschnitt oft drei über einander gelagert, und von diesen ist natürlich die am meisten dorsalwärts gelegene die hinterste und die am meisten ventralwärts gelegene die vorderste. Die genannten Fortsätze *a* und *a'* des Kopfdarmes in Fig. 7 liegen also zwischen der ersten und zweiten Kiementasche und bestehen nur sehr kurze Zeit; bei nur um etwas älteren Embryonen ist von denselben keine Spur mehr vorhanden, ich komme auf dieselben gleich noch näher zurück.

Die Truncus-Ausstülpung bildet ein sehr eigenthümliches Gebilde. Nicht allein entstehen aus ihr der Truncus arteriosus und

die ventralen Stücke der dritten und der folgenden Kiemenarterien, sondern höchst wahrscheinlich betheiligt sie sich auch unmittelbar an der Blutbildung. Die Bilder, welche sie zeigt, sind im höchsten Grade wechselnd. Bei Embryonen aus Stadium VIII—X findet man sie bei dem einen noch als eine deutliche Ausstülpung der Darmwand (siehe Taf. XXV Fig. 6, 7; bei dem anderen dagegen legen sich die Wände ihres dorsalen Abschnittes an einander und bilden so einen soliden Stiel, durch welchen ihr ventraler Theil — die Anlage des eigentlichen Truncus arteriosus — an der Kopfdarmwand hängt (siehe Taf. XXIII Fig. 9). Bei dem einen Embryo bildet dieser Stiel einen dünnen, bei dem anderen einen dicken Strang. Wir haben schon gesehen, dass die Truncus-Ausstülpung in der Gegend des Hyoidbogens entsteht, ob dieselbe nachher allmählich caudalwärts rückt oder als ein fester Punkt liegen bleibt, während der Kopfdarm stets mehr in Länge zunimmt, weiß ich nicht; nur so viel kann ich sagen, dass die in Rede stehende Ausstülpung später fast genau immer unter der letztgebildeten Kiementasche liegt. In derselben Folge wie die Kiementaschen sich anlegen, entwickeln sich nun auch die Kiemenarterien.

Während bei Embryonen aus Stadium VII der Truncus arteriosus sich nur noch sehr wenig differenzirt hat, kommt er bei Embryonen aus Stadium VIII zu deutlicherer Entwicklung. Von einem solchen Embryo zeigt Taf. XXIV Fig. 11—16 fünf Querschnitte. Der Schnitt, abgebildet auf Taf. XXIV Fig. 11, liegt am meisten caudalwärts, er geht durch das hintere Ende des Truncus arteriosus. Derselbe besteht hier aus einer inneren endothelialen Haut und einer äußeren, splanchnopleuren Schicht, dem Myocardium: in dem in Rede stehenden Schnitt liegt der Truncus vollständig frei in der Perikardialhöhle. Weiter kopfwärts zeigt sich auf ein Paar Schnitten ein Mesocardium superius, dann trennt sich die Splanchnopleura der einen Seite zwischen Darm und Herz (Truncus arteriosus) von der der anderen Seite, und in demselben Momente stülpt sich die Darmwand in die Perikardialhöhle vor und vereinigt sich mit der endothelialen Haut des Truncus arteriosus (siehe Taf. XXIV Fig. 12). Auf fünf bis sechs Schnitten kehren dieselben Bilder wieder, dann fängt der Truncus an, sich allmählich von der Darmwand abzuschneiden (siehe Fig. 13). Noch weiter kopfwärts, unmittelbar vor der Hinterwand der Thyreoidea-Ausstülpung, theilt der Truncus arteriosus sich in seine beiden Endäste (siehe Fig. 14), aus welchen die ventralen Stücke der ersten und zweiten Kiemenarterie ihren Ursprung nehmen (siehe Fig. 15).

Bei dem eben beschriebenen Embryo ließ sich die Entwicklung der Kiemenarterien nicht gut verfolgen — ich meine natürlich die Anlage der ventralen Stücke der dritten und vierten Kiemenarterie — denn die erste und zweite Kiemenarterie sind schon ganz fertig. Deutlicher ist dies der Fall bei Embryonen aus späteren Entwicklungsstadien. Taf. XXV Fig. 8—14 giebt sechs Querschnitte durch einen Embryo aus Stadium X. Nähert man sich bei der Untersuchung der Querschnittserie der Kiemengegend, so beginnen die Zellen, welche die endotheliale Wandung des Truncus arteriosus bilden, allmählich ihren endothelialen Charakter zu verlieren, sie werden plasmareicher, rücken so dicht an einander, dass sie einander fast unmittelbar berühren und gleichen wieder vollkommen Hämenchymzellen, dabei wird das Lumen des Truncus arteriosus selbst enger, oft spaltförmig, so dass er dann mehr einem soliden Strang als einer offenen Röhre ähnelt. Zwischen Herz und Darm trennt sich die linksseitige Splanchnopleura von der rechtsseitigen, wodurch die epitheliale Darmwand Gelegenheit findet, sich mit der endothelialen Haut des Truncus arteriosus zu vereinigen. Fig. 8 geht durch die Truncus-Ausstülpung, rechts und links giebt sie einen Fortsatz ab, die Anlage der fünften Kiemenarterie. Kopfwärts nehmen die ventralen Zellen der Truncus-Ausstülpung wieder endothelialen Charakter an, wodurch der Truncus selbst sich wieder mehr als ein selbständiges Gefäß zeigt, er bleibt aber auf einigen Schnitten noch durch einen ziemlich breiten Stiel mit der Kopfdarmwand verbunden, und von diesem Stiel geht rechts und links ein Fortsatz ab, die Anlage der vierten Kiemenarterie, die sich nach dem vierten Kiemenbogen biegt (siehe Fig. 9). Dann trennt sich der Truncus arteriosus vollständig von der Darmwand ab und theilt sich in eine rechte und in eine linke Hälfte, jede derselben giebt an ihrer entsprechenden Seite einen Ast ab, die Anlage der dritten Kiemenarterie (siehe Fig. 10). Darauf vereinigen die beiden Hälften sich wieder und auf dem nächstfolgenden Schnitt theilt sich der Truncus arteriosus in seinen beiden Endästen, die rechts und links neben der Thyreoidea-Ausstülpung verlaufen (Fig. 11) und aus welchen die ventralen Stücke der ersten und zweiten Kiemenarterie ihren Ursprung nehmen. Hier wird das Cölon auch wieder paarig, um sich rechts und links unmittelbar in die Kiemenbogen fortzusetzen. Einen Schnitt noch weiter cranialwärts zeigt Fig. 12, er geht durch die Mundöffnung. Ob das aus dem Truncus arteriosus entspringende ventrale Stück der fünften Kiemenarterie sich schon mit dem aus der Aorta kommenden dorsalen

Stück vereinigt hat, ist mir zweifelhaft geblieben, sicher war dies jedoch der Fall mit der ersten bis vierten Kiemenarterie. Einen Schnitt ganz vorn durch die Kopfhöhlen und die Hypophyse-Einstülpung zeigt Fig. 13.

Taf. XXV Fig. 14 ist die Abbildung eines Längsschnittes durch einen Embryo aus demselben Entwicklungsstadium, sie zeigt die Thyreoidea- und die Truncus-Ausstülpung; letztgenannte liegt jetzt, wie man sieht, im gleichen Niveau mit dem letzten — hier dem fünften Kiemenbogen. Von einem ähnlichen Schnitt eines anderen Embryo aus demselben Entwicklungsstadium stellt Fig. 15 eine kleine Partie stark vergrößert vor. Die vordere Wand der Truncus-Ausstülpung (*tr.i*) bildet z. Th. die Wand des Truncus arteriosus (*tr.* selbst. Die dicke Wand der genannten Ausstülpung ragt in das Lumen des Truncus frei hervor und besteht aus Zellen, die so allmählich in Hämenchym- und in Blutzellen übergehen, dass man sich schwerlich des Gedankens enthalten kann: die Truncus-Ausstülpung betheilige sich nicht allein an der Entwicklung des Truncus arteriosus und an der Anlage der ventralen Stücke der Kiemenarterien, sondern nehme auch unmittelbar an der Blutbildung Theil. Was aus der Truncus-Ausstülpung wird, wenn alle Kiemenarterien angelegt sind, weiß ich nicht, denn solch alte Stadien habe ich noch nicht untersucht. Bei Embryonen aus Stadium XII ist sie noch in vollster Deutlichkeit vorhanden.

Aus der Thatsache, dass der Truncus arteriosus in der Gegend, wo er mit der Urdarmwand zusammenhängt, noch aus Hämenchymzellen besteht, während er vor und hinter dieser Stelle schon ein sehr schönes Endothelium besitzt, geht wohl deutlich hervor, dass er aus der Urdarmwand, so lange er mit ihr verbunden ist, fortwährend neues Material für seine weitere Bildung erhält.

Wir müssen jetzt noch eben auf den bilateralen Fortsatz (*a, a'*) des Urdarmes (siehe Taf. XXIII Fig. 7) zurückkommen. Bekanntlich hat VAN WIJHE (19, in seiner bedeutenden Arbeit »über die Mesodermsegmente und die Entwicklung der Nerven des Selachierkopfes« nachgewiesen, dass dem dritten Kopfsomit eine ihm zugehörige Kiementasche fehlt, er sagt darüber wörtlich Folgendes: »Das dritte Somit ist ohne zugehörige Kiementasche; um auch für dieses Somit das Schema gelten zu lassen, muss man annehmen, dass eine ursprünglich (phylogenetisch) unter seinem hinteren Theile liegende

Kiementasche abortirt ist, dass also der Hyoidbogen potenziell aus zwei Visceralbogen besteht. Hierdurch erklärt sich zugleich, warum die erste Kiementasche etwas nach hinten rücken konnte; durch den Abortus der folgenden wurde ihr der Raum dazu verschafft.* Nach DOHRN (3) ist nun die angeblich obliterirte Kiementasche noch vorhanden, nur dislocirt, und zwar haben wir es offenbar nach ihm bei der Glandula thyreoidea mit dem letzten Rest der zwischen Hyoidbogen und Hyomandibularbogen zu Grunde gegangenen Kiementasche zu thun. »Dieselben Ereignisse — wie er sagt — welche aus zwei ventral verschmolzenen Kiementaschen den jetzigen Wirbelthiermund werden ließen, welche die Hypophysis als unpaaren, vor dem Munde gelegenen Kiemensack schufen, sie sind es auch gewesen, welche die unpaare, nach dem Bauch zusammengedrückte Anlage der Thyreoidea hervorbrachten.«

Nicht in der unpaaren Glandula thyreoidea, sondern in dem kleinen paarigen Fortsatz, welchen der Urdarm bei *Acanthias*-Embryonen aus Stadium VII zur Entwicklung bringt, glaube ich das letzte Rudiment dieser verloren gegangenen Kiementasche erblicken zu können. dieselbe liegt genau an derselben Stelle, wo sie phylogenetisch gelegen haben muss, nämlich zwischen Kieferbogen und Zungenbeinbogen. Falls sie als wirkliche Kiementasche zu vollkommener Entwicklung gekommen wäre, musste sich zwischen Kieferbogen und Zungenbeinbogen auch noch ein Visceralbogen gebildet haben (siehe Taf. XXIII Fig. 7): mit ihrem sehr frühzeitigen Verschwinden wird auch die Visceralbogenbildung unterdrückt. Die Hypothese von VAN WILHE, dass der Hyoidbogen potenziell aus zwei Visceralbogen bestehe, erlangt also eine große Stütze durch den oben gelieferten Nachweis, dass zwischen der ersten und zweiten Kiementasche allem Anschein nach bei *Acanthias* noch eine sehr rudimentäre Kiementasche sich anlegt, die unmittelbar nach ihrer Anlage wieder verschwindet.

In einer früheren Arbeit habe ich nachgewiesen (11), dass sowohl bei Reptilien (*Lacerta*, *Tropidonotus*), wie bei Vögeln (mehreren Sumpf- und Wasservögeln, das Hinter- und Nachhirn eine deutliche Segmentation besitzt und zwar habe ich gefunden, dass auf diese beiden Hirnabschnitte sieben Segmente kommen, von welchen die sechs hinteren besonders deutlich und auch am interessantesten erscheinen, indem sie in sehr naher Beziehung zu den segmentalen

Kopfnerven stehen. Aus dem am meisten caudalwärts gelegenen Segment entspringt der Nervus accessorio-vagus, aus dem darauf (cranialwärts) folgenden der Glossopharyngeus, dem vierten gegenüber liegt die Ohrblase, aus dem dann folgenden geht der Acustico-facialis hervor. Dann kommt ein Segment, aus welchem kein Nerv entspringt, und aus dem am meisten cranialwärts gelegenen nimmt der Trigueminus seinen Ursprung. Vor dem letztgenannten Segment liegt noch eins, durch welches das Hinterhirn in das Mittelhirn übergeht. Ob zwischen dem Vorhandensein eines Hirnsegmentes, aus dem kein Nerv entspringt und welches zwischen Trigueminus und Facialis liegt, und dem muthmaßlichen Verlust eines Kiemenbogens und einer Kiementasche zwischen Kieferbogen und Hyoidbogen, und von welcher gesagten Kiementasche bei *Acanthias* noch spärliche Rudimente angetroffen werden, genetische Beziehungen bestehen, ist eine Frage, auf die ich keine Antwort geben kann.

Auch was die erste Kopfhöhle betrifft, zeigt *Acanthias* eine von VAN WILHE auch bei *Galeus* gefundene Eigenthümlichkeit, die ich erwähnen will, die ich aber nicht weiter verfolgt habe. *Galeus* — so sagt er — von dem ich leider nur ein einziges Stadium besitze, zeigt bei Embryonen aus dem Anfang des Stadiums K, welche übrigens im Wesentlichen mit denen von *Scyllium* übereinstimmen, das merkwürdige Verhältniß, dass die nach dem Augensiel gerichtete Verlängerung des ersten Somites nicht nur persistirt, sondern sogar eine selbstständige paarige Höhle vor dem ersten Myotom bildet. Ihre Wände bestehen aus einem hohen, mehrschichtigen Epithelium, eben so wie diejenigen der Visceralbogenhöhlen, während das Epithelium der übrigen noch existirenden Kopfhöhlen (des ersten, zweiten und dritten Myotomes) einfach und viel flacher ist. Nur die dem ersten Myotome zugekehrte Wand der erwähnten Verlängerung ist dünn, die Abschnürung hat wohl noch nicht lange stattgefunden. Es wäre interessant zu erforschen, was beim erwachsenen *Galeus* aus diesem Gebilde entstanden sein kann, denn dass es abortire, scheint mir wegen seiner starken Entwicklung im Stadium K nicht wahrscheinlich. — Bei *Acanthias* finde ich bei Embryonen aus Stadium VI bis XII ebenfalls noch eine selbstständige paarige Höhle vor der ersten Kopfhöhle. Besonders bei Embryonen aus Stadium IX und X ist diese Höhle im Verhältniß zu der ersten Kopfhöhle bedeutend groß; sie unterscheidet sich augenfällig von den anderen Kopfhöhlen durch ihre Wände, die eben wie bei *Galeus* aus einem hohen, mehrschichtigen Epithelium bestehen. Die erste Anlage dieser Höhle, sowie

ihr späteres Schicksal habe ich nicht untersucht, nur so viel kann ich angeben, dass die Wände dieser accessorischen Kopfhöhle bei Embryonen aus Stadium XII fast den der anderen gleich geworden sind und dass sie im Verhältniss zu der ersten Kopfhöhle jetzt bedeutend an Umfang bei dieser zurücksteht. Ich kann also die Entdeckung von Miss J. PLATT (Anat. Anz. 1891; Journal of Morphology, Vol. V. 1891), vollkommen bestätigen, dass bei *Acanthias* vor der ersten Kopfhöhle VAN WILHE's noch eine gelegen ist, Miss PLATT hat dieselbe als »Anterior headcavity« bezeichnet. KILLIAN Verh. anat. Ges. München 1891, hatte ihre Existenz schon vermuthet.

Über die Entwicklungsgeschichte des Herzens sagt BALFOUR (1) Folgendes: The first trace of the heart becomes apparent during stage G, as a cavity between the splanchnic mesoblast and the wall of the gut immediately behind the region of the visceral clefts. The body-cavity in the region of the heart is at first double, owing to the two divisions of it not having coalesced; but even in the earliest condition of the heart the layers of splanchnic mesoblast of the two sides have united so as to form a complete wall below. The cavity of the heart is circumscribed by a more or less complete epithelioid (endothelial) layer of flattened cells, connected with the splanchnic wall of the heart by protoplasmic processes. The origin of this lining layer I could not certainly determine, but its connection with the splanchnic mesoblast suggests that it is probably a derivative of this. In front the cavity of the heart is bounded by the approximation of the splanchnic mesoblast to the wall of the throat, and behind to the stalk connecting the alimentary canal with the yolk-sack. From the above account it is clear that I have failed to find in Elasmobranchs any traces of the two distinct cavities coalescing to form the heart, such as have been recently described in Mammals and Birds: and this, as well as the other features of the formation of the heart in Elasmobranchs, are in very close accordance with the careful description given by GOETTE of the formation in the heart of Bombinator.

In seiner vergleichenden Embryologie (2) giebt er folgende, etwas abweichende Beschreibung: The inner epithelioid tube takes its origin at the time wenn the general cavity of the heart is being formed by the separation of splanchnic mesoblast from the hypoblast. During this process a layer of mesoblast remains close to the hypo-

blast, but connected with the main mass of the mesoblast by protoplasmatic processes; a second layer next becomes split from the splanchnic mesoblast, connected with the first layer by the above-mentioned protoplasmatic processes. These two layers form together the epithelioid lining of the heart; between them is a cavity of the heart, which soon looses the protoplasmatic trabeculae which at first traverse it. The cavity of the heart may thus be described as being formed by a hollowing out of the splanchnic mesoblast, and resembles in its mode of origin that of the other large vascular trunks.

»Mit dem Resultate, so weit es in dem letzten Satze niedergelegt ist — sagt PAUL MAYER (16) — bin ich durchaus einverstanden, in so fern BALFOUR das Herz genau so entstehen lässt, wie die großen Gefäße überhaupt. Aber, dass die Wandung sich in zwei getrennten Perioden abschnüre, ist eben so wenig plausibel, wie das Schicksal der Plasmafortsätze, welche das Herz anfänglich durchziehen sollen.« Was BALFOUR mit der Angabe: dass die Wandung sich in zwei getrennten Perioden abschnüre, hat sagen wollen, ist auch mir nicht deutlich, aber was er von den Plasmafortsätzen sagt, welche das Herz anfänglich durchziehen sollen, ist vollkommen korrekt. Es ist wohl nicht zweifelhaft, dass BALFOUR hier das Entwicklungsstadium beschreibt, in welchem der Herzdarm sich schon vollständig vom Urdarm abgegliedert hat und das Hämenchym der Herzdarmwand aus sehr wenig protoplasmareichen Zellen besteht, deren Fortsätze einander in verschiedenen Richtungen kreuzen und so ein schwammiges Gewebe bilden, nur hat er die Genese dieser Zellen verkannt, denn er leitet sie von der Splanchnopleura ab, während es, wie wir gesehen haben, umgebildete Urdarmzellen sind. —

Über die Entstehung des eigentlichen Herzrohres, das ist der endothelialen Wand des Herzens, habe ich, sagt PAUL MAYER weiter, einiges Neue beizubringen. Ich will wörtlich mittheilen was er darüber sagt: »Verfolgt man auf dem Stadium, welches ich oben bei der Auseinandersetzung über die Venen zuerst besprach, diese beiden Gefäße weiter nach vorn (damit sind, so weit ich die Beschreibung verstanden habe, die Venae subintestinales gemeint), so sieht man, wie in dem Maße als der Darm sich schließt und der Embryo sich vorn vom Dotter abhebt, die bis dahin ausgesprochen lateralen Venen einander näher treten und schließlich in der ventralen Mittellinie dicht neben einander verlaufen (Taf. XII Fig. 2). Dies dauert noch auf einer ganzen Reihe von Schnitten an, wobei nur zu bemerken ist, dass die Höhle ein und desselben Gefäßes bald sehr

ausgedehnt, bald weniger geräumig sein kann. Mitunter sind auch die Wände so dicht an einander gepresst, dass es schwer ist, sie deutlich als zwei getrennte Membranen zu erkennen. Zuletzt jedoch d. h. noch weiter nach vorn hin fallen die inneren Wände fort (Fig. 3) und wir haben ein einheitliches unpaares Rohr, ein »Endothelsäckchen« vor uns. Lange dauert indessen dieser unpaare Zustand nicht an, denn gar bald erfolgt bereits die nochmalige Trennung in einen rechten und linken Zweig, die Kiemenbogen (Fig. 20). (Das Wort »Kiemenbogen« wird wohl ein Lapsus calami sein, und »Aortabogen« bedeuten müssen.) Bei dem besprochenen Embryo z. B. sehe ich von dem Punkte an, wo der Darm sich ventral schließt, noch auf 19 Schnitten mehr oder weniger deutlich die beiden genau parallel neben einander liegenden Venen, und von da bis zur Gabelung in die Aortabogen sind es nur 32 Schnitte. Da nun die vorderen Kiemen sich früher entwickeln, als die hinteren, so ersieht man leicht, dass das wirklich unpaare Stück des Gefäßes noch viel kürzer ist. Ein anderes Exemplar ergab die Zahlen 14 und 33; eines von *Scyllium stellare* 5 und 18. Ein ganz junger Embryo von *Pristiurus* zeigte zunächst 10 Schnitte lang noch starke Divergenz der beiden Venen in ihrem ventralen Theile, also genau wie in Fig. 2, dann 8 Schnitte lang innerhalb des völlig geschlossenen Myocardiums die beiden Gefäße, allerdings hier und da zusammengefallen und darum weniger deutlich, dann 10 Schnitte lang ein wirklich einheitliches Lumen, worauf bereits eine Kiemenarterie abging und das unpaare Stück überhaupt nur noch 8 Schnitte weiter nach vorn zu verfolgen war.«

»Aus dem Angeführten ergibt sich klar, dass es mir nicht gelungen ist, die beiden Hauptvenen dicht neben einander innerhalb des eigentlichen Myocardiums nach vorn bis zu der Stelle verlaufen zu sehen, wo jede eine Kiemenarterie abgab. Wir hätten es in diesem gewissermaßen idealen Falle ganz streng mit paaren Anlagen zu thun gehabt. Es besteht also ontogenetisch von Hause aus ein unpaares Endocardium. Zwar dürfte dieses weniger dem eigentlichen Herzen als dem Bulbus arteriosus entsprechen; indessen ist hierauf kein Gewicht zu legen, da ja immerhin auf einer wenn auch kleinen Strecke das Rohr, heiße es späterhin wie es wolle, in der That unpaar ist. Aber ich kann mit Bestimmtheit darthun, dass auch dieses Stück, obwohl als fertiges Rohr unpaar, doch aus zwei seitlichen Hälften zusammentritt. Zunächst ließ sich an jüngeren Embryonen konstatiren, dass nicht nur die äußere Herzwand, sondern

auch das Endocardium von hinten nach vorn wächst: dies legt den Gedanken nahe, dass nur darum nicht auch hier zwei Röhre neben einander existiren, weil sie überhaupt ontogenetisch nicht so früh gebildet werden, sondern als direkte Verlängerung zweier bereits unpaar gewordener Venen auftreten. Man sieht also gerade auf diesen jungen Stadien (Fig. 15 und 16) in der Region, wo später das unpaare Rohr zu liegen kommt, noch nichts davon, wohl aber zeigt es sich, dass die beiden Mesodermplatten an ihrem freien (ventralen) Rande nach dem Darne zu einige Zellen von sich abtrennen, also im Principe genau so wie ich es oben für den Schwanztheil des Embryo angegeben habe. Rücken dann die Platten einander in der Mediane nahe, so nehmen sie die Gefäßanlagen mit sich und bei ihrer Verschmelzung und Abhebung vom Darne vereinigen sich auch die Abkömmlinge des Darmfaserblattes zum Endocardium.« Ich habe Alles, was PAUL MAYER über die Entwicklung des Herzens bei den Knorpelfischen mitgetheilt hat, darum so ausführlich wiedergegeben, indem es mir nicht möglich ist, weder aus seiner Beschreibung, noch aus seinen Abbildungen entscheiden zu können, ob er die doppel-seitige Anlage des Herzens gesehen hat oder nicht, so viel ist jedoch sicher, dass ihm die Betheiligung des Hypoblast an der Entwicklung des Herzens vollkommen unbekannt geblieben ist. Ich will annehmen, dass die Verhältnisse bei *Acanthias* leichter zu verfolgen sind und vielleicht auch etwas anders verlaufen als bei *Torpedo* und *Pristiurus*, an welchen PAUL MAYER gearbeitet hat, dass sich aber auch bei diesen Knorpelfischen nachweisen lässt, dass der Hypoblast im hohen Grade an der Bildung der endothelialen Herzwand Theil nimmt, geht mit vollkommener Deutlichkeit aus den Mittheilungen von RÜCKERT hervor (17). Er sagt: »Meine eignen Untersuchungen haben an Embryonen von *Pristiurus* und *Torpedo* ergeben, dass das Herzendothel an der Stelle der Herzanlage selbst gebildet wird und zwar ein Theil desselben aus einer bei *Pristiurus* knopfartig vorspringenden Verdickung der ventralen Schlundwand, also aus dem Entoblast. Daneben ließ sich — bei *Torpedo* mit aller Deutlichkeit — auch ein Austritt von Mesoblastzellen erkennen.« Und weiter theilt er mit: »Schon nachdem die ersten vereinzelter Zellen zu den Seiten des noch nicht abgeschnürten Vorderdarmes erschienen sind, greift der Process in proximaler Richtung auf den Umfang der vom Dotter abgehobenen Kopfdarmhöhle weiter und erzeugt in deren ventraler Wandung einen medianen Längswulst, welcher bei *Torpedo* mehr diffus bleibt, bei *Pristiurus* aber auf dem Querschnitt die Gestalt eines ventral vor-

springenden Zellenknopfes annimmt. Diese Anschwellung wird hervorgerufen durch einen Wucherungsprocess in dem entsprechenden Entoblast-Abschnitt. Darauf weisen die zahlreichen Mitosen und die Menge der runden, jugendlichen Zellen hin, welche dieser Region ein ganz besonderes Gepräge gegenüber der aus einem regelmäßigen Cylinderepithelium zusammengesetzten übrigen Darmwandung verleihen. Sowohl aus seiner Beschreibung, wie aus den beigegeführten Abbildungen geht nun mit vollkommener Deutlichkeit hervor, dass RÜCKERT hier die Truncus-Ausstülpung beschreibt, aus welcher der Truncus arteriosus und die ventralen Stücke der Kiemenarterien sich entwickeln. »Der weitere Verlauf der Entwicklung — so fährt er fort — lässt sich besonders bei *Pristiurus* klar verfolgen. Der starke prominirende Zellenwulst beginnt sich in toto oder in einzelnen Partikeln von seinem Mutterboden abzulösen, wobei sein anfänglich festes Gefüge eine zunehmend lockere Beschaffenheit gewinnt dadurch, dass die Zellen Fortsätze gegen einander ausstrecken. Jetzt erkennt man auch, dass der zurückbleibende Theil des Entoblast von dem Austritt der relativ beträchtlichen Zellenmenge nicht unberührt geblieben ist, denn die ventrale Darmwandung erscheint verdünnt gegenüber den Nachbarpartien und bedeutend zellenärmer.« Eine paarige Anlage des Herzens hat RÜCKERT in demjenigen Theil des Kopfes, welcher von dem Dotter abgeschnürt ist, nicht gesehen. Was den Mutterboden für das Herzendothel anlangt, so haben wir nach ihm als solchen, einmal den Entoblast des ventralen Darmumfanges anzusehen, aber daneben kommt auch der an die Herzanlage angrenzende Abschnitt der Splanchnopleura in Betracht. Dass zwei verschiedene Keimblätter an der Entwicklung der endothelialen Wand des Herzens und der großen Gefäße sich betheiligen sollten, ist meiner Meinung nach a priori schon unwahrscheinlich und wird denn auch durch die direkte Beobachtung über die Bildung des Endotheliums bei *Acanthias* zweifellos widerlegt.

RÜCKERT beschreibt dann weiter schon ganz genau die im »Struggle for Life« untergehenden Zellen bei der Umwandlung von Hypoblastzellen in Hämenchymgewebe. Auch hier will ich, was er darüber sagt, wörtlich wiedergeben. »Als Charakteristisches für diesen Entoblastabschnitt nämlich des so eben beschriebenen medianen Längswulstes — so sagt er — müssen endlich noch feinere Veränderungen erwähnt werden, welche die Kerne vieler Zellen erleiden und welche im Wesentlichen sich dadurch kund geben, dass die Vertheilung des Chromatins eine unregelmäßige wird. Solche Kerne er-

scheinen vollständig aufgeheilt, ihre chromatische Substanz wandständig, oder in kleinere Tropfen zusammengeballt. Häufig trifft man auch kleine helle Bläschen, offenbar Theile eines solchen Kernes, mit einem Chromatintropfen als Inhalt. Ich lasse vorläufig alle Vermuthungen über die etwaige Bedeutung derselben bei Seite. Sicher ist das eine, dass dieselben auch unter den vom Entoblast bereits ausgeschiedenen Endothelzellen des Herzens sich anfänglich vorfinden, und dass sie auch an anderen Stellen, an welchen Gefäßendothelien austreten, zu treffen sind, wenn auch in weit geringerer Menge als im Herzwulst des Entoblast, so z. B. zu derselben Zeit in der Splanchnopleura der Herzregion, ferner im dorsalen Umfang des Entoblast zu der Zeit, wann das Zellenmaterial der Subchorda und der Aorten erscheint und endlich auch im Bereiche des Dotterblastoderms.«

Nachdem RÜCKERT also vollkommen richtig nachgewiesen hat, dass der Hypoblast unmittelbar und selbst im sehr hohen Grade an der Bildung der endothelialen Herzwand Theil nimmt, giebt ZIEGLER (21) in seiner jüngsten Arbeit über die Entwicklung von *Torpedo* wieder an: »Wir haben uns nicht überzeugen können, dass das Entoderm sich an der Bildung des Herzendothels betheiligt, wie RÜCKERT behauptet.«

Von Wichtigkeit scheint mir auch die Thatsache, dass das Herz bei den Selachiern sich doppelseitig anlegt. Dass BALFOUR und RÜCKERT dies Stadium übersehen haben, liegt wohl einfach darin, dass es so überaus schnell verläuft und ob PAUL MAYER wirklich die doppelseitige Anlage des Herzens bei den Selachiern gesehen hat oder nur aus theoretischen Gründen darauf schließt, kann ich weder aus seiner Beschreibung noch aus seinen Abbildungen entscheiden.

Bekanntlich hat HENSEN (5) zuerst nachgewiesen, dass beim Säugethierembryo das Herz sich bilateral symmetrisch anlegt und die Untersuchungen von HIS (6), GASSER (4) und KÖLLIKER (15) führten für Hühnerembryonen zu dem gleichen Resultat. Für Reptilien (*Tropidonotus*, *Lacerta*) glaubte ich den Nachweis erbringen zu können, (8) dass die Anlage hier eine einseitige sei, aber nach JÜNGLOW (14), der eine größere Reihe jugendlicher Entwicklungsstadien untersuchen konnte, als mir zur Verfügung standen, kann man in einer früheren allerdings rasch vorübergehenden Entwicklungszeit eine erste doppelseitige Anlage auch für Reptilien feststellen. Leider muss ich sagen, dass ich weder aus der Beschreibung, noch aus den Abbildungen, welche JÜNGLOW von *Lacerta* giebt, irgend etwas finde,

was für eine doppelseitige Anlage des Herzens bei den Reptilien spricht, nämlich der endothelialen Wand desselben, denn darum handelt es sich doch allein, obgleich es mir jetzt wohl nicht zweifelhaft ist, dass auch bei den Reptilien das Herz sich doppelseitig anlege, nachdem es mir gelungen ist, auch für die Knorpelfische die Duplicität der Herzanlage zu konstatiren. Für Knochenfische und Amphibien sind ebenfalls neue Untersuchungen sehr erwünscht.

In der vorläufigen Mittheilung, welche ich über die Entstehung der endothelialen Anlage des Herzens und der großen Gefäße bei Haiembryonen in dem Anat. Anzeiger (12) gegeben habe, standen mir nur Embryonen aus Stadium VI zur Verfügung, so dass mir damals die Entwicklung des Herzens nur theilweise bekannt war. Fortgesetzte Untersuchungen jüngerer und älterer Stadien haben mich aber in den Stand gesetzt, die in dieser Mittheilung gemachte Angabe vollständig zu bestätigen, dass das Herz aus dem ventralen Theil des Kopfdarmes entstehe und dass dasselbe sich doppelseitig anlege.

Entwicklungsgeschichte der Aorta. Ähnlich wie das Herz ist auch die Aorta ursprünglich nichts Anderes als ein abgegliedertes Stück des Urdarmes, das dorsal vom Urdarm sich absehnürt, während das Herz ventral entsteht. Die erste Entwicklung der Aorta fällt ungefähr mit der ersten Anlage des Herzens zusammen, und zwar trifft man die ersten Spuren ihrer Bildung bei Embryonen aus Stadium II. Hier findet man in dem Vorderkopf, in der Gegend wo die Kiementaschen sich zu bilden anfangen, rechts und links von der Chorda ein Paar Zellen, welche der dorsalen Urdarmwand unmittelbar aufliegen (s. Taf. XXII Fig. 4). Wie diese Zellen entstanden sind, ist schwer zu entscheiden, aus Allem, was man in älteren Stadien findet, geht jedoch mit großer Wahrscheinlichkeit hervor, dass sie als eine bilaterale Proliferation oder als eine solide Ausstülpung der hypoblastalen Urdarmwand entstehen und sich schon während ihrer Anlage in Hämenchymzellen verwandeln. Unmittelbar hinter der Anlage der zweiten Kiementasche hört die der Aorta auf.

Bei Embryonen aus Stadium III ist die Entwicklung der Aorta kaum fortgeschritten, deutlicher indessen werden die Verhältnisse bei solchen aus Stadium IV. Von einem Embryo aus dieser Periode stellen Taf. XXII Fig. 10—14 vier Querschnitte vor. Der Schnitt in Fig. 10 geht durch die vordere Rumpfgegend. Die Hypoblastzellen der dorsalen Partie des Urdarmes haben sich in Hämenchymzellen verwandelt, es vollzieht sich hier also ein vollkommen ähnlicher

Process wie bei der Anlage des Herzens. Ich werde diesen so eigenthümlich modificirten Theil des Urdarmes »Aortadarm« nennen. Die Zellen der Rückenwand des Aortadarmes sind etwas voluminöser, als die der Seitenwände, sie bilden die Anlage des Subchordalstranges, oder der Subchorda. Bis ungefähr in die Gegend, wo der Embryo an seinem hinteren Ende sich vom Blastoderm abschnürt, bleiben die Bilder nahezu dieselben. Überall steht also die Höhlung des Aortadarmes in freier Kommunikation mit der des Urdarmes. Nähert man sich dem hinteren Abschnürungsende, so findet man, dass die Zellen der Subchordaanlage schärfere Kontouren erhalten, sie vereinigen sich zu einem strangförmigen Gebilde, und schnüren sich mehr oder weniger deutlich von dem Aortadarm ab (siehe Fig. 11).

Noch weiter caudalwärts werden die Wände des Aortadarmes wieder mehr denen des Urdarmes ähnlicher, bis schließlich alle Zellen der dorsalen Urdarmwand wieder die Gestalt von hohen Cylinderzellen angenommen haben. Die Subchorda zeigt sich hier unter der gewöhnlich abgebildeten Gestalt, nämlich als eine axiale Proliferation des Urdarmes, um noch weiter caudalwärts allmählich vollständig zu verschwinden. Verfolgt man die Serie kopfwärts, so bleiben Anfangs die Bilder denen ähnlich, welche Taf. XXII Fig. 10 zeigt, bis in der Gegend der vorderen Abschnürungsstelle, wo sich aus dem ventralen Abschnitt des Urdarmes das Herz bildet. Einen Schnitt durch den Aortadarm in dieser Gegend stellt Fig. 12 vor. Hier zeigt die Wand des Aortadarmes unmittelbar jederseits der Chorda eine kleine bilaterale Ausstülpung, die noch etwas weiter cranialwärts sich abschnürt. Die Rückenwand des Aortadarmes — die Anlage der Subchorda — vereinigt sich wieder mit der Urdarmwand und ihre Zellen bilden sich allmählich wieder in Cylinder-epithelium um. Vorn findet man also zwei, hinten nur eine Aorta. Es folgen dann cranialwärts einige Schnitte, in welchen man die bilaterale Aortaanlage kaum angedeutet findet, darauf beginnt sie wieder deutlicher zu werden, besonders dort, wo jede Aorta sich lateralwärts verlängert zur Bildung des dorsalen Stückes der 1. Kiemenarterie (siehe Fig. 13). Noch weiter kopfwärts verschmelzen die Zellen der Aortawände wieder vollständig mit denen der Urdarmwand.

Bei Embryonen aus Stadium VI zeigt sich die Entwicklung der Aorta in ihrer vollsten Deutlichkeit. Auf Taf. XXIII Fig. 1—5 sind vier Querschnitte durch einen Embryo aus dieser Entwicklungsperiode abgebildet. Fig. 1 stellt einen Querschnitt durch die vordere Rumpfggend vor. Die Zellen der lateralen Wände des Aortadarmes neh-

men deutlicher die Gestalt von Endothelien an, der Zellenleib ist hier und da so dünn, dass er auch bei der stärksten Vergrößerung oft kaum zu sehen ist. Die Rückenwand des Aortadarmes ist dicker geworden, sie zeigt schon deutlicher das Bild der Subchorda. Besonders in diesem Stadium sind Mitosen sowohl in den Zellen der Seitenwände als auch in denen der Rückenwand des Aortadarmes sehr häufig. Auf dem einen Schnitt bildet die dorsale Wand der Aorta noch ein kontinuierliches Stück derselben, auf dem anderen zeigt sie schon Neigung, sich von ihr abzugliedern. Rechts hat sich die Urdarmwand auf einer bedeutend größeren Strecke in Hämenchymresp. Endothelzellen umgebildet als links. Das ganz eigenthümliche Bild der sich anlegenden Aorta werde ich bei diesem Embryo etwas ausführlicher beschreiben. Verfolgt man die Serie caudalwärts, so findet man Folgendes: Die dorsale Wand des Aortadarmes stülpt sich stabförmig in die Höhle desselben ein, gleich darauf zieht sie sich wieder zurück und man findet dann anstatt einer zwei Röhren, beide vom Urdarm abgeschnürt. Unmittelbar darauf verschmelzen diese Röhren wieder mit einander und die einfache Aorta tritt wieder mit dem Urdarm in freien Zusammenhang, gleichzeitig findet man, dass die rechte Seite des Aortadarmes der linken mehr ähnlich wird. Dann schnürt sich die Aorta aufs Neue vom Urdarm ab, ihre dorsale Wand verlängert sich wieder, halbt die Aorta, zieht sich zurück, verlängert sich wieder und schnürt dann ein großes Stück ab, welches mehrere Zellen dick ist und frei in der Aortahöhle liegt. Es macht den Eindruck, als ob Elemente dieses abgeschnürten Stückes sich an der Regeneration der dorsalen Urdarmwand betheiligen, denn während letztgenannte auf dem einen Schnitt noch aus Zellen besteht, die jenen der Aorta vollständig ähnlich sind, besteht sie zwei Schnitte weiter wieder aus hohen Cylinderzellen. Es folgen dann Schnitte, auf welchen die Aorta einfach ist, ob aber die Zellen ihrer dorsalen Wand noch ein kontinuierliches Stück derselben bilden, oder schon als Subchorda ein selbständiges Gebilde darstellen, ist nicht zu entscheiden. Zwischen dieser Stelle und dem abgebildeten Schnitt liegen zwei Somite. Unmittelbar weiter caudalwärts verlängert sich die dorsale Aortawand wieder und halbt die Aorta vollständig, in dem nächsten Schnitt zieht sie sich zurück und die beiden Aortae verschmelzen wieder zu einer Röhre. Auf's Neue stülpt sich die dorsale Wand der Aorta in die Höhlung derselben ein, halbt dieselbe wieder, zieht sich wieder zurück und wiederholt denselben Process nochmals, wobei sie ein Stück ab-

schnürt, das frei in die Aortahöhle zu liegen kommt s. Taf. XXIII Fig. 2), und dasselbe Bild wiederholt sich mehrere Male. Dann folgt eine kleine Streeke, in welcher der Embryo gedreht lag, so dass die Schnitte nicht genau quer getroffen haben, und die Verhältnisse der Aorta nicht genau festzustellen sind. Dort, wo der Embryo wieder gestreckt liegt, nähert man sich der Gegend des hinteren Abschnürungsendes und es zeigen die Querschnitte folgende Bilder. Die Zellen der Aortawand nehmen mehr den Charakter von Hämenchymzellen an, Stellen, wo die Aorta doppelt ist, wechseln mit anderen ab, wo sie nur einen einfachen Stamm bildet. Die dorsale Aortawand — die Anlage der Subchorda — ist mehrere Zellreihen dick, zeigt sehr zahlreiche Mitosen und schnürt fortwährend Zellenkonglomerate ab, aus deren Elementen sich neue Gefäße bilden, die rechts und links neben der Urdarmwand verlaufen und mit Zellen verschmelzen, welche von der ventralen Urdarmwand hervorsprossen und sich so theilweise an der Bildung der Vena subintestinalis theiligen (siehe Taf. XXIII Fig. 3; das hintere Ende des Embryo ist hier vollständig abgeschnürt). Einen Schnitt weiter caudalwärts zeigt Fig. 4; die Aortawand besteht aus einem Haufen Hämenchymzellen, die mit der Urdarmwand zusammenhängen, die dorsalen Zellen dieses Haufens — die Subchorda — haben sich schon deutlicher von den ventralen — der Anlage der Aorta — abgeschnürt. Noch weiter caudalwärts verschwindet die Aorta und die Subchorda vereinigt sich unmittelbar mit der Urdarmwand, bis auch diese noch mehr hinterwärts ebenfalls verschwindet. *Die Subchorda ist also, wie man sieht, nichts Anderes als ein verdicktes Stück der dorsalen Aortawand; die zahlreichen Mitosen, welche sie zeigt und die zahlreichen Zellenkonglomerate, welche sie abschnürt, sprechen, wie mir scheint, für die Meinung, dass die Subchorda phylogenetisch ein blutbereitendes Organ gewesen und bei Acanthias als solches noch thätig ist.*

Kehren wir jetzt zu dem Querschnitt, abgebildet auf Taf. XXIII Fig. 1 zurück, und sehen wir, wie Aortadarm und Urdarm sich auf Schnitten verhalten, die weiter kopfwärts gelegen sind. Der Aortadarm schnürt sich vom Urdarm ab, vereinigt sich wieder mit ihm und schnürt sich abermals ab; dann stülpt sich die dorsale Wand des Aortadarmes tief in die Höhlung der Aorta ein, halbirt die Aorta, zieht sich zurück, halbirt nochmals die Aorta und zieht sich wieder zurück, und dieser Process wiederholt sich mehrere Male. Außerdem findet man, dass auf dem einen Schnitt die Aortahöhle mit der Urdarmhöhle frei communicirt, während auf dem anderen

Schnitte eine außerordentlich zarte Querbrücke Urdarm und Aortadarm von einander trennen. Dann stülpt sich die dorsale Aortawand aufs Neue sehr tief in die Aortahöhle ein und schnürt ein sehr großes Stück ab, das zahlreiche Mitosen zeigt; gleichzeitig und fast plötzlich nehmen die Zellen der dorsalen Urdarmwand wieder die Gestalt von Cylinderzellen an, so dass es auch hier den Eindruck macht, als ob die Zellen des abgeschnürten Stückes sich mit an der Regeneration der dorsalen Urdarmwand beteiligen. Noch weiter kopfwärts bleibt die Aorta überall scharf vom Urdarm getrennt: auf dem einen Schnitt ist sie einfach, auf dem anderen doppelt. Dann verlängert sich die dorsale Aortawand nochmals und vereinigt sich wieder mit der Urdarmwand, es entsteht das Bild einer sehr hohen Subchorda, neben welcher rechts und links die Aorta liegt. Diese bleibt von hier an bis ganz vorn paarig, dann wird sie wieder unpaar. Es folgen dann Schnitte, in welchen die Zellen der Aortaewände wieder mehr den Charakter von Hämenchymzellen annehmen, die so dicht an einander gedrängt liegen, dass ein Lumen kaum zu sehen ist. Die Subchorda wird niedriger, hier ist sie kontinuierlich mit der Urdarmwand verbunden, dort hat sie sich deutlich von derselben abgeschnürt. Je mehr man sich der Kiemenregion nähert, um so deutlicher wandeln die Hämenchymzellen der Aortaewände sich wieder in Endothelzellen um, bis schließlich in der Kiemenregion selber die Aortaewände wieder aus einem sehr schönen Endothel bestehen. Jede Aortahälfte gibt an ihrer entsprechenden Seite einen Ast ab für den zweiten Kiemenbogen, der sich als dorsales Stück der zweiten Kiemenarterie mit dem ventralen vereinigt. Letztgenanntes entsteht, wie wir gesehen haben, aus dem Truncus arteriosus und hat sich in dem in Rede stehenden Entwicklungsstadium eben angelegt. Beide Stücke sind jedoch schon vereinigt, aber die Wände des dorsalen Stückes bestehen schon aus sehr schönem Endothelium, während die des ventralen Stückes noch vollständig den Charakter von Hämenchymzellen besitzen. Ganz vorn verschwindet allmählich die Subchorda, die beiden Aortae fließen wieder zusammen und der so entstandene einfache Stamm rückt längs der Vorderwand des Kopfdarmes ventralwärts und theilt sich dann in seine beiden Endäste, die dorsalen Stücke der beiden vordersten Kiemenarterien (siehe Taf. XXII Fig. 21).

Bei Embryonen aus dem Stadium VII beginnt die Aorta sich allmählich überall vom Urdarm abzuschnüren, und im Stadium VIII bildet sie, so weit sie reicht, ein selbständiges Rohr, an welchem

von seiner ursprünglichen Anlage keine Spur mehr zu finden ist, denn es ist jetzt überall scharf vom Urdarm getrennt. Bei Embryonen aus Stadium IX und X zeigt die Aorta nahezu dieselben Bilder. Von dem Mandibularbogen ab caudalwärts bis eine Strecke weit hinter dem Truncus arteriosus ist die Aorta überall doppelt. Sie liegt der Subchorda jederseits unmittelbar an, und es ist daher oft sehr schwierig, zu entscheiden, ob ihre Wände hier noch mit der Subchorda zusammenhängen oder sich schon von derselben abgeschnürt haben. Mehr caudalwärts, wo die Aorta ein einfaches Rohr bildet, ist dies jedenfalls noch nicht der Fall; hier verlängert sich die Subchorda noch mehrmals, halbirt dadurch die Aorta auf ein oder zwei Schnitten, um sich dann wieder vollständig zurückzuziehen. Bei dem einen Embryo findet dies öfters statt als bei dem anderen. Die zahlreichen Mitosen, welche die Zellen der Subchorda zeigen und die großen Stücke, welche sie in das Lumen der Aorta abschnürt, beweisen wohl, dass sie immer noch thätig ist. Erst bei Embryonen aus Stadium XI hört ihre Thätigkeit auf und sie schnürt sich überall von der Aorta ab. In der Gegend der ersten Kiementasche verschwindet die Subchorda: die beiden Aortae verschmelzen darauf auch cranialwärts, dann biegt sich die einfache Aorta über die Vorderwand des Kopfdarmes und theilt sich in ihre beiden Endäste, die beiden ersten Kiemenarterien.

Bei Embryonen aus Stadium XII finde ich die Aorta noch doppelt nur in der Gegend zwischen dem ersten und vierten Kiemenbogen, mehr caudalwärts, zwischen dem Nervus glossopharyngeus und Accessorio-vagus, verschmelzen die beiden Aortae vollständig und bilden ein Rohr von kolossalen Dimensionen, dies erstreckt sich bis zu der Stelle, wo sie die sechste Kiemenarterie abgibt, dann wird ihr Lumen wieder etwas enger, bleibt aber verhältnismäßig immer noch sehr groß. In der Gegend des Nervus trigeminus vereinigen sich die beiden Aortae, aber das Lumen des so entstandenen einfachen Gefäßes hat nur geringe Dimensionen. Ich erwähne dies einfach, indem RÜCKERT von *Torpedo* angiebt: »dass das vordere Paar der Schlundbogengefäße oder die Mandibulargefäße bei ihrer Einnündung in die Aorten die Eigenthümlichkeit zeigen, sich zu einem gemeinschaftlichen weiten Gefäßraum zu vereinigen, welcher die vordere Wand des Kiemendarmes von vorn her deckt, indem er sich zwischen ihr und dem proximalen Endstück der Chorda ausbreitet, seitlich von den medialen Wänden des zweiten Mesodermsegmentpaares des Kopfes eingeschlossen. Dieser Gefäßraum nimmt

nach ihm besonders bei *Torpedo* große Dimensionen an und übertrifft hier im Höhestadium seiner Ausbildung (vier Visceraltaschen angelegt) an Querdurchmesser alle übrigen Gefäße des Körpers, den Sinus venosus als den weitesten Theil der Herzhöhle mit eingeschlossen. Ich glaube daher — so sagt er —, dass für ihn der Name eines Sinus am Platze ist, und werde ihn als Kopfsinus bezeichnen*. Von einem solchen kolossalen Kopfsinus kommt bei *Acanthias*-Embryonen nichts vor.

Auf PAUL MAYER's ganz irrige Angabe, dass die Aortae aus mit Ausläufern versehenen Mesoblastzellen entstehen, welche am Darne entlang wandern und sich schließlich derart gruppieren, dass sie Hohlräume begrenzen, brauche ich wohl nicht weiter einzugehen. Auch RÜCKERT bestreitet die Anlage der Aorta aus heraufwandernden Mesoblastzellen, und zwar führt er als Hauptargument den Umstand an, dass sich eine lokale Entstehung für die Aortenzellen im Kopf und Vorderrumpf direkt nachweisen lasse. Man sieht — so sagt er — bei *Pristiurus* und *Torpedo* an günstigen Stellen die Zellen seitlich von der Medianebene oder — so weit ein solcher vorhanden ist — des subchordalen Stranges aus dem dorsalen Umfang der Darmwandung im Austritt begriffen. Die Abtrennung der Zellen erscheint je nach der Lokalität unter einem etwas verschiedenen Bild: da, wo der subchordale Strang sich zwischen die Chorda und die Dorsalwand des Darmes eingeschoben hat, ist jederseits von dem ersteren, zwischen der Darmwandung und dem angrenzenden Abschnitt der medialen Urwirbelwand ein freier Raum entstanden, in welchen die Aortenzellen frei hineinsprossen können. An solchen Stellen ist der Austritt der Zellen aus der Darmwand am leichtesten zu erkennen.

Dass auch der angrenzende Theil des Urwirbels Zellenmaterial für die Aorten liefert, kann man nach ihm als sicher annehmen. Recht beweisend sind hierfür — wie er angiebt — einige Stellen der Querschnittsserien, an welchen die Aorta bereits ein Lumen besitzt und daher als Gefäßanlage schon deutlich erkannt wird, während ihre endotheliale Wandung noch unvollständig ist und auf der einen Seite durch mehrere, zum Theil im Austritt begriffene Urwirbelzellen gebildet wird. Dass aber, wie schon erwähnt, zwei verschiedene Keimblätter an einem so charakteristischen Gewebe, wie die endotheliale Gefäßwand ist, sich betheiligen sollten, ist nicht allein a priori in hohem Grade unwahrscheinlich, sondern wird auch direkt durch die Thatsache widerlegt, indem bei *Acanthias* die Aorta nichts Anderes als ein abgeschnürtes Stück des Urdarmes ist.

In der vorläufigen Mittheilung (12, welche ich vor Kurzem im Anatomischen Anzeiger gegeben habe, stand mir, wie gesagt, nur ein Entwicklungsstadium zur Verfügung, das dort Mitgetheilte ist denn auch in mancher Beziehung lückenhaft, aber das Hauptergebnis, dass die Aorta ein Stück des Urdarmes ist, hat sich durch Untersuchung einer größeren Zahl von Entwicklungsstadien vollständig bestätigt.

Entwicklung der Dottersackgefäße (Vena und Arteria omphalo-mesenterica s. vitellina). (Arteria und Vena umbilicalis: PAUL MAYER und RÜCKERT.) Über die Cirkulation auf dem Dottersacke und die Nabelgefäße sprechend, sagt PAUL MAYER (16, Folgendes: »Oben zeigte ich, dass auf einem sehr jungen Stadium der Embryo im Rumpfe und Schwanze nur folgende Gefäße hat, die ausnahmslos am Darne oder in seiner unmittelbaren Nähe verlaufen: Eine vorn unpaare, hinten noch paare Aorta: von ihr aus hinten Quergefäße um den Darm herum zu den Venen, endlich diese selber als zwei weite Gefäße (die beiden Subintestinalvenen), die vorn im Herzen münden. Es liegt nun ungemein nahe, aus der definitiven Einrichtung der Nabelgefäße folgenden Rückschluss auf jenen einfacheren Zustand zu machen. Die Nabelvene ist die direkte Fortsetzung der inzwischen bereits unpaar gewordenen Subintestinalis, die Nabelarterie dagegen die Verlängerung irgend eines mittlerweile entstandenen Quergefäßes der Rumpfgegend. In der That trifft diese einfache Conjectur theilweise das Richtige: ich habe aber erst sehr zahlreiche Querschnittserien durchmustern und in Gedanken wieder aufbauen müssen, ehe ich das wirklich bestehende interessantere Verhalten genau kennen und begreifen lernte.« Und weiter: »Nach dem Angeführten besteht also die Nabelarterie aus einem rechten Quergefäß, einem Stück der rechten Hauptvene (Subintestinalvene) und einem Zweige der letzteren zur und auf der Dotterhaut.« RÜCKERT (17) hat diese Angabe von MAYER bestätigt, ich citire wörtlich, was er darüber sagt: »Von den Leberausstülpungen an nach rückwärts bis zu einer um mehrere Segmente hinter der Vorniere gelegenen Stelle, an welcher das ventrale Gefäßsystem in den Dotter eintritt, kommen die beiden ventralen Längsbahnen (die Subintestinalvenen) in asymmetrischer Form zur Ausbildung. Die linke gelangt zu kontinuierlicher Entwicklung und wird zur Vena umbilicalis, während von der rechten nur ein Stück sich ausbildet und durch Verbindung mit der Aorta zur Arteria umbilicalis sich gestaltet, wie dies zuerst von P. MAYER festgestellt wurde. Ich kann

die eingehende Darstellung des genannten Forschers nur bestätigen, mit Ausnahme des einen Punktes, nach welchem die beiden Gefäße (es sind die beiden *Venae subintestinales* gemeint) ursprünglich in dieser Region gleichfalls paarig sein sollen. Ich finde nun die Verhältnisse ganz anders. Die Entwicklungsgeschichte, die morphologischen Verhältnisse und die histologische Struktur der Dottersackgefäße zeigen uns zum deutlichsten, dass P. MAYER sich auch hier geirrt hat. Die unpaare *Vena omphalo-mesenterica sinistra* älterer Embryonen entsteht einfach dadurch, dass sie hinter der Stelle, wo die Aorta mit der *Arteria omphalo-mesenterica* zusammenhängt, die *Vena omphalo-mesenterica dextra* aufnimmt. Vor der Ursprungsstelle der *Arteria omphalo-mesenterica* findet man demnach zwei *Venae omphalo-mesentericae*, hinter derselben nur eine. Dagegen ist die *Arteria omphalo-mesenterica*, die bekanntlich rechtsseitig verläuft, eine eigene Bildung, und zwar eine von der eigenthümlichsten Art, sie ist die interessanteste Arterie des ganzen Körpers.

Sehen wir zuerst wie die *Venae omphalo-mesentericae* sich verhalten. Oben haben wir angeführt, dass von dem ganzen Gefäßsystem die *Venae omphalo-mesentericae* sich am frühesten anlegen und zwar als eine bilaterale Entfaltung der Urdarmwand in der Gegend, wo sich der Herzdarm bildet und dass sie es sind, welche die Duplicität des Herzens bedingen. Während bei jungen Embryonen die *Vena omphalo-mesenterica sinistra* und Hand in Hand damit auch die linke Herzhälfte bedeutend größer ist als die rechte (s. Taf. XXII Fig. 15, 16), so findet man, dass bei etwas älteren Embryonen die in Rede stehenden Venen bei ihrer Ausmündung in den *Sinus venosus* gewöhnlich einander ziemlich gleich sind, aber weiter caudalwärts prädominirt die *Vena omphalo-mesenterica sinistra* wieder bedeutend über die rechte. So lang das Herz noch in Bildung ist, hören die beiden *Venae omphalo-mesentericae* fast unmittelbar oder kurz hinter der Herzanlage auf, wenigstens war ich bei keinem Embryo im Stande dieselbe weiter zu verfolgen, und erst nachdem das Herz ein mehr selbständiges Rohr geworden ist, treten andere Verhältnisse auf. Bei einem Embryo aus Stadium VII finde ich für das erste Mal, dass die *Vena omphalo-mesenterica sinistra* mit Blutgefäßen zusammenhängt, welche ihr vom Blastoderm entgegengewachsen sind, bei anderen Embryonen aus derselben Entwicklungsperiode besteht ein solcher Zusammenhang noch nicht, aber bei Embryonen aus Stadium VIII fehlt er niemals: dagegen hört die *Vena omphalo-mesenterica dextra* kurz hinter dem Herzen auf und ein Zusammen-

hang mit Blutgefäßen des Blastoderms ließ sich hier bei keinem Embryo mit Sicherheit nachweisen.

Bei Embryonen aus Stadium VIII zeigen die Venae omphalo-mesentericae folgende Verhältnisse. Bei ihrer Ausmündung in den Sinus venosus sind beide Venen ungefähr gleich stark, caudalwärts wird dann die rechtsseitige bedeutend schwächer, um bald vollständig zu verschwinden, dagegen bleibt die linksseitige noch eine Zeit lang als ein ziemlich mächtiges Gefäß fortbestehen, verlässt dann die Darmwand, um sich auf das Blastoderm fortzusetzen und zwar sind bei Embryonen aus dieser Entwicklungsperiode die beiden Venae omphalo-mesentericae auf beiden Seiten der *Darmwand* gewöhnlich schon verschwunden, bevor man an die Stelle kommt, wo die Arteria omphalo-mesenterica die Aorta verlässt (siehe Taf. XXIV Fig. 16—19). Auf dem Blastoderm verläuft die Vena omphalo-mesenterica sinistra unmittelbar neben der Wand des Dotterstranges, auf dem einen Schnitt als ein einziges großes Gefäß, auf dem anderen als zwei bis drei kleinere. Noch mehr caudalwärts wird die auf dem Blastoderm, unmittelbar neben dem Dotterstrange verlaufende Vena omphalo-mesenterica sinistra oft sehr gering von Umfang, um dann gegen das hintere Abschnürungsende des Embryo vom Blastoderm aufs Neue geräumiger zu werden. Hier tritt dann auch wieder auf der rechten Seite des Dotterstranges unmittelbar bei ihrem Übergang auf das Blastoderm ein ziemlich bedeutendes Gefäß auf, welches sich hinter der Stelle, wo der Urdarm sich vom Blastoderm abschnürt, mit der Vena omphalo-mesenterica sinistra vereinigt. Daraus scheint mir also hervorzugehen, dass phylogenetisch zwei vollkommen entwickelte Venae omphalo-mesentericae bestanden haben, welche sich hinter der Stelle, wo der Urdarm sich vom Blastoderm abschnürt, mit einander vereinigten zur Bildung der Vena omphalo-mesenterica s. vitellina impar, und dass beim jetzt lebenden Thier der mittlere Theil der Vena omphalo-mesenterica dextra entweder gar nicht mehr angelegt wird, oder falls dies Stück sich wirklich auch jetzt noch anlegt, so überaus schnell wieder abortirt, dass mir sein Vorkommen entgangen ist. Wohl findet man mehr kopfwärts auch rechtsseitig neben der hypoblastalen Wand des Dotterstranges bei ihrem Übergang auf das Blastoderm ein ziemlich bedeutendes Gefäß, aber dasselbe ist nicht die Vena omphalo-mesenterica dextra, sondern die Arteria omphalo-mesenterica, wie aus ihrem Zusammenhang mit der Aorta außer Zweifel steht. Bei der Beschreibung der Vena subintestinalis werde ich auf die Vereinigung der Vena omphalo-mesenterica

sinistra mit der auch im hinteren Theile später abortirenden dextra zur Bildung der Vena omphalo-mesenterica s. vitellina impar zurückkommen. Bei Embryonen aus dem Stadium IX und X zeigen beide Venae omphalo-mesentericae verhältnismäßig wenig Veränderungen. Verfolgt man sie von der Stelle an, wo sie den Sinus venosus verlassen, caudalwärts, so findet man, dass beide sich im Embryo selbst bedeutend weiter entwickelt haben, man findet sie jetzt nicht allein bis in die Gegend, wo die Arteria omphalo-mesenterica mit der Aorta in Verbindung steht, neben der Darmwand verlaufend, sondern selbst an dieser Stelle vorbei. Die rechtseitige ist sehr klein und verschwindet bald vollständig, während die bedeutend größere Vena omphalo-mesenterica sinistra weiter caudalwärts sich auf das Blastoderm fortsetzt. Nähert man sich der Gegend, wo das hintere Ende des Embryo vom Blastoderm sich abschnürt, dann kehrt auch ein Rudiment der Vena omphalo-mesenterica dextra wieder, die sich hier unmittelbar hinter der Abschnürung des Urdarmes vom Blastoderm mit der großen Vena omphalo-mesenterica sinistra vereinigt.

In den nächstfolgenden Entwicklungsstadien abortirt nun auch das Rudiment des hinteren Theiles der Vena omphalo-mesenterica dextra und gleichzeitig findet man, dass bei Embryonen vom Stadium XI und XII, zum Theil auch schon bei solchen aus Stadium X der persistirende vordere Theil der Vena omphalo-mesenterica dextra sich hinter der Arteria omphalo-mesenterica mit der Vena omphalo-mesenterica sinistra vereinigt. Nachdem bei Embryonen aus diesen Stadien die Vena omphalo-mesenterica dextra und sinistra aus der Leber herausgetreten sind, sind sie gewöhnlich beide nicht sehr mächtig (siehe Taf. XXIV Fig. 20) und besonders ist dies der Fall in der Gegend wo die Arteria omphalo-mesenterica die Aorta verlässt. Mehr caudalwärts, besonders hinter genannter Arterie, wird das Lumen beider Venen größer (Taf. XXIII Fig. 13), die Vena omphalo-mesenterica dextra wird hier eben so mächtig, zuweilen noch bedeutender als die gleichnamige linke (Fig. 11), dann schiebt sich weiter caudalwärts die Vena omphalo-mesenterica dextra über den Rücken des Urdarmes (Taf. XXIII Fig. 15) und tritt in die Vena omphalo-mesenterica sinistra und zwar ist diese Kommunikation bei Embryonen sowohl von *Acanthias*, als auch von *Mustelus* aus Stadium XII auf mehreren Querschnitten sichtbar. Hat die Vena omphalo-mesenterica sinistra die gleichnamige dextra aufgenommen, dann theilt sie sich in zwei, der Hauptstamm biegt sich nach dem

Dottersack, während der andere Ast sich als Vena subintestinalis weiter caudalwärts fortsetzt.

Ältere Stadien habe ich noch nicht untersuchen können. Von *Mustelus* will ich noch angeben, dass zwischen Vena omphalo-mesenterica dextra und sinistra noch eine zweite Anastomose besteht, die ich bei *Acanthias* nicht gefunden habe. Dieselbe liegt zwischen Leber und Vorderwand des Dotterstranges, also vor der Arteria omphalo-mesenterica (bei Embryonen aus Stadium XII) und verläuft längs dem ventralen Rande der epithelialen Darmwand, sie bildet jedoch nur ein winziges Ästchen, das nur auf einem Schnitt sichtbar ist. Bei Embryonen aus Stadium X fehlte dieselbe noch.

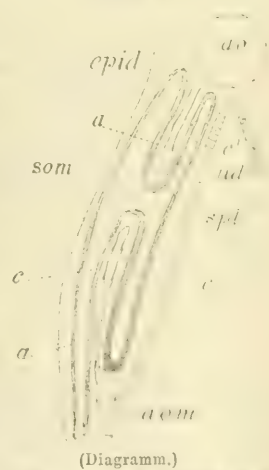
Weit schwieriger als die Entwicklung der Venae omphalo-mesentericae ist diejenige der Arteria omphalo-mesenterica. Über ihre früheste Anlage kann ich mit Bestimmtheit nichts angeben, nur kann ich auf folgende höchst eigenthümliche Thatsache hinweisen. Die in Rede stehende Arterie liegt bekanntlich rechtsseitig. Bei Embryonen von Stadium VI bis Stadium IX findet man nun, dass die cylinderförmigen Hypoblastzellen in der unteren Hälfte der rechten Urdarmwand sich in sehr lange, platte Zellen (Hämenchymzellen) umgebildet haben, denen der dorsalen Partie des Urdarmes ganz ähnlich, aus welchen, wie wir gesehen haben, die Aorta sich anlegt (siehe Taf. XXII Fig. 22). Ob zwischen den so eigenthümlich modificirten Zellen des unteren Theiles der rechten Urdarmwand und der Anlage der Arteria omphalo-mesenterica, welche neben ihr liegt, genetische Beziehungen bestehen, kann ich nicht mit Bestimmtheit sagen, die linksseitige Urdarmwand zeigt keine derartige Umwandlung ihrer Zellen.

Bei Embryonen aus Stadium VI, bei welchen bekanntlich das Herz noch in Bildung ist und die beiden Venae omphalo-mesentericae kurz hinter der Herzanlage verschwinden, fängt die Arteria omphalo-mesenterica an, sich zu entwickeln. Taf. XXIV Fig. 1 zeigt einen Querschnitt durch einen Embryo aus diesem Stadium der Entwicklung. Von der eben angelegten Aorta gehen jederseits äußerst zarte, spindelförmige Hämenchymzellen ab, welche eine Strecke weit neben der Urdarmwand verlaufen. Was diese Gefäßanlagen für eine Bedeutung haben, weiß ich nicht; es ist möglich, dass dieselben darauf hindeuten, dass ursprünglich eine paarige Arteria omphalo-mesenterica, wie die paarige Vena omphalo-mesenterica auf ihrem ganzen Verlauf unmittelbar neben der Urdarmwand nach dem Blastoderm sich begeben hat, aber dies ist nur Vermuthung; später finde

ich in dieser Gegend die genannte Gefäßanlage links vollständig, rechts zum größten Theil wieder verschwunden, nur ein sehr kleiner Theil, welchen ich auf der genannten Abbildung mit *a* bezeichnet habe, bleibt bestehen und setzt sich auf das Blastoderm fort, sie bildet die Anlage der Arteria omphalo-mesenterica. Schon in diesem Entwicklungsstadium findet man, dass die Splanchnopleura auf der rechten Seite des Embryo, in der Gegend der Pronephrosanlage, eine segmentale faltenförmige Ausstülpung macht (Taf. XXIV Fig. 1). Wie groß die Zahl dieser Falten bei Embryonen aus solchen jungen Entwicklungsstadien ist, weiß ich nicht, später wenn die Verhältnisse deutlicher werden, sind fünf vorhanden, hinter der am meisten caudalwärts gelegenen folgen indessen Andeutungen von noch mehreren, so dass höchst wahrscheinlich ihre Anzahl phylogenetisch eine größere war. Diese faltenförmigen Ausstülpungen der Splanchnopleura stehen in engster Beziehung zu der weiteren Entwicklung der Arteria omphalo-mesenterica, wie Taf. XXIV Fig. 16—19 drei Querschnitte durch einen Embryo aus Stadium IX verdeutlichen mögen. In das Lumen *a* (s. Holzschnitt Fig. 6) der splanchnopleuren Falte schiebt die Aorta einen Fortsatz ab, der einem anderen entgegenwächst, welcher von der inzwischen schon deutlicher gewordenen Arteria omphalo-mesenterica in ähnlicher Weise entspringt, indem sie ebenfalls die Splanchnopleura vor sich ausstülp. Sobald beide Äste sich mit einander vereinigt haben, wird dadurch ein Theil der Leibeshöhle abgeschnürt. Ich finde fünf von solchen vollständigen Querzweigen vorhanden, von diesen sind der dritte und der vierte ziemlich bedeutende Äste, die beiden vordersten und der hinterste dagegen gewöhnlich dünne Zweige, was besonders von dem am meisten kopfwärts gelegenen gilt, der auch wieder frühzeitig zu abortiren anfängt. Die drei Querschnitte, welche von dem in Rede stehenden Embryo abgebildet sind, gehen durch den dritten [mittleren] Querzweig.

Aus diesem eigenthümlichen Entwicklungsprocess der Arteria omphalo-mesenterica folgt also: 1) dass die Arteria omphalo-mesenterica durch segmentale Querzweige mit der Aorta in Verbindung

Fig. 6.



(Diagramm.)
a Hohlung der segmentalen Falte.
aa Aorta, *aom* Arteria omphalo-mesenterica, *c* Coelom, *e* abgeschnürtes Coelom, *epid* Epidermis, *som* Somatopleura, *spl* Splanchnopleura, *ul* Unterlippe.

steht: 2) dass diese Querzweige durch das Coelom verlaufen und sich so nach der Arteria omphalo-mesenterica begeben, wodurch ein Theil der Leibeshöhle segmental abgeschnürt wird: 3) dass die genannten Querzweige während ihres Verlaufes durch das Coelom bis zu ihrer Einmündung in die Arteria omphalo-mesenterica allseitig einen splanchnopleuren Überzug besitzen und demnach in ihrem Bau vollständig mit dem Centralorgan des Kreislaufes, dem Herzen, übereinstimmen, denn wie dieses bestehen sie aus zwei Schichten, nämlich aus einer inneren endothelialen Haut und einer äußeren splanchnopleuren Schicht, welche dem Myocardium entspricht. Bei jungen Embryonen liegen die beiden Blätter der abgeschnürten Splanchnopleura so dicht auf einander, dass die zwischen ihnen gelegene abgeschnürte Leibeshöhle so gut wie fehlt, später ändert sich dieser Zustand und es wird das abgeschnürte Coelom selbst geräumig, wie Taf. XXV Fig. 7 und 8 zeigt. Von diesem Stadium haben sowohl RÜCKERT (10) wie VAN WIJHE (20) gute Abbildungen gegeben s. RÜCKERT [15] Taf. XV Fig. 16, 18 und VAN WIJHE [20] Taf. XXX Fig. 6a—6i).

Ich habe schon angegeben, dass von den fünf angelegten segmentalen Quergefäßen, welche sämtlich den Stamm der Arteria omphalo-mesenterica bilden, die beiden vordersten und gewöhnlich auch der hinterste frühzeitig wieder abortiren, während der dritte und der vierte längere Zeit bestehen bleiben. Auch dieser Zustand ist bekanntlich ein vorübergehender, denn bei noch älteren Embryonen bleibt nur einer übrig. Solche Entwicklungsstadien habe ich indessen noch nicht untersucht. Die ältesten, welche mir zur Verfügung standen (Stadium XII), zeigten folgende Verhältnisse. Von den Quergefäßen sind noch zwei übrig: das ursprüngliche dritte und vierte; das vorderste steht auf zwölf Schnitten mit der Aorta in Zusammenhang, dann folgen zwei Schnitte, auf welchen die Aorta mit der Arteria omphalo-mesenterica nicht in Verbindung steht, und von diesen beiden stellt Taf. XXIII Fig. 13 einen vor. Das zweite Quergefäß — das ursprüngliche vierte — steht durch vierzehn Schnitte wieder mit der Aorta in Zusammenhang (siehe Taf. XXIV Fig. 20). Dann schnürt die Arteria omphalo-mesenterica sich wieder von der Aorta ab (siehe Taf. XXIII Fig. 16), um sich caudalwärts zum dritten Mal der Aorta zu nähern — das ursprüngliche fünfte Quergefäß. Zu einer dritten Kommunikation der Aorta mit der Arteria omphalo-mesenterica kommt es jedoch nicht mehr. Wohl nähert sich die genannte Arterie der Aorta so sehr, dass das Coelom (c') abgeschnürt

wird, aber sie hat ihren direkten Zusammenhang mit der Aorta eingebüßt. Caudalwärts entfernt sich dies abortirende Quergefäß immer mehr von der Aorta, um noch weiter hinterwärts vollständig zu verschwinden. Wie der definitive Zustand entsteht, habe ich bis jetzt noch nicht untersucht.

Aus dem Mitgetheilten ergibt sich die Arteria omphalo-mesenterica als eine Bildung höchst eigenthümlicher Art. Bei jungen Embryonen von *Acanthias* hängt sie durch fünf segmentale Quergefäße mit der Aorta zusammen, später durch zwei, von welchen noch später nur ein einziges übrig bleibt. Diese Stämme resp. der eine bleibende Stamm verlaufen durch die Leibeshöhle, während ihres Verlaufes durch dieselbe werden sie allseitig von der Splanchnopleura bekleidet. In ihrem Bau wiederholen sie also vollständig den Bau des Herzens und der Gedanke liegt nahe, dass sie ein accessorisches Herz bilden, welches das aus der Aorta aufgenommene Blut nach den auf der Dotterhaut verlaufenden Ästen der Dotterarterien treibt, denn die Aorta, welche bei Embryonen, mit schon in vollem Gang befindlichen Dotterkreislauf nur noch aus einer endothelialen Haut besteht, um welche sich einige spindelförmige Mesoblastzellen gelagert haben, wird dazu wohl sehr schwer im Stande sein. Dagegen hat der proximale Theil der Art. omphalo-mesenterica (die segmentalen Quergefäße resp. der einzig bleibende) eine mesoblastale (splanchnopleure) Wand, welche der des Herzens wenig in Dicke nachsteht. Je jünger die Embryonen sind, um so deutlicher findet man die genannten Stämme segmental angeordnet, später werden diese Verhältnisse undeutlicher.

Wir werden jetzt noch einen Augenblick bei der Frage zu verweilen haben, ob auch auf der linken Seite des Embryo noch Andeutungen einer Arteria omphalo-mesenterica und von segmentalen Quergefäßen, durch welche sie mit der Aorta in Verbindung steht, angetroffen werden. Von einer linksseitigen gleichnamigen Arterie habe ich mit Sicherheit keine Spur auffinden können, aber als linksseitige rudimentäre segmentale Quergefäße glaube ich ein Paar kleine Gefäße deuten zu können, welche von der Aorta ausgehend, die Leibeshöhle quer durchziehen. Wie die rechtsseitigen stülpen sie die Splanchnopleura vor sich aus, sie weichen aber von diesen ab, indem sie zur parietalen Körperwand treten. Ich finde sie am deutlichsten bei Embryonen aus Stadium X und XI. Was ich über dieselben mittheilen kann, ist Folgendes: Auf Taf. XXV Fig. 22 und 23 sind

zwei Querschnitte abgebildet durch einen Embryo aus Stadium XI. Bei dem gesagten Embryo ist das vorderste segmentale Quergefäß schon so rudimentär, dass von demselben kaum noch Spuren vorhanden sind. Ein Querschnitt durch das zweite Quergefäß, das bei diesem Embryo ebenfalls anfang rudimentär zu werden und seine Verbindung mit der Arteria omphalo-mesenterica eingebüßt hat, stellt Fig. 22 vor. Auf der linken Seite ist von einer Andeutung eines entsprechenden Quergefäßes, bei *a*, wahrscheinlich noch eine geringe Spur vorhanden. Ein Querschnitt durch das dritte, vollkommene Quergefäß ist abgebildet auf Taf. XXV Fig. 23; auf der linken Seite giebt die Aorta an der entsprechenden Stelle ein sehr kleines Gefäß ab (*a*), welches, wie die Schnittserie lehrt, quer durch die Leibeshöhle zur parietalen Körperwand tritt. Der Schnitt, welcher durch das vierte, ebenfalls vollkommene Quergefäß geht, zeigt dasselbe, auch hier giebt die Aorta links ein winziges Ästchen ab, das sich eben wie das so eben genannte verhält. Das fünfte segmentale Quergefäß stand nicht mehr mit der Aorta in freier Verbindung: ob auf der linken Seite noch Reste eines entsprechenden Quergefäßes vorhanden waren, kann ich nicht mit Bestimmtheit sagen. Das genannte Gefäßchen *a* in Fig. 22, zieht, wie gesagt, quer durch die Leibeshöhle, unmittelbar an den Ostia des Pronephros vorbei zur parietalen Körperwand. Bei etwas älteren Embryonen finde ich dieselben vollständig verschwunden. Ich glaube, dass diese Gebilde dieselben sind, welche VAN WIJHE (20) mit großer Reserve als Glomus der Vorniere beschrieben hat, er sagt darüber Folgendes: »Eine meiner Fig. 6 *g* ähnliche Abbildung hat RÜCKERT (18) in seiner Fig. 18 von Torpedo gegeben. Er deutet das Organ als Glomus, scheint es aber nur auf der rechten Seite und nicht in der Form eines Stranges wahrgenommen zu haben. Zu seiner Deutung neige auch ich, wiewohl ein Glomus meines Wissens bis jetzt nie als ein an beiden Enden befestigter, frei durch die Leibeshöhle ziehender Strang beschrieben ist.«

Dass diese linksseitigen äußerst kleinen und sehr vergänglichen Gebilde als die Homologa der rechtsseitigen Quergefäße der Arteria omphalo-mesenterica zu deuten sind, geht, wie mir scheint, noch aus folgendem Umstand hervor. Bei dem oben erwähnten Embryo hatte sich das vorderste (erste) rechtsseitige Quergefäß schon so weit rückgebildet, dass von ihm kaum noch Spuren vorhanden waren. Bei einem etwas jüngeren Embryo (Stadium X) war das genannte Quergefäß ebenfalls in Rückbildung begriffen, es waren aber von

demselben noch deutlichere Reste vorhanden und diese verhielten sich vollkommen ähnlich, wie die beiden winzigen Gefäße, welche beim vorher erwähnten Embryo auf der linken Seite, dem vollkommenen dritten und vierten rechtsseitigen Quergefäß gegenüber, von der Aorta abgingen. Mit anderen Worten, das frühere vorderste vollkommene rechtsseitige Quergefäß, durch welches die Arteria omphalo-mesenterica mit der Aorta in Zusammenhang steht, hat sich hier, nach gelöster Verbindung mit der Arteria omphalo-mesenterica und bevor es vollständig obliterirte, in einen kleinen Gefäßstamm umgebildet, der die Leibeshöhle quer durchziehend, zur parietalen Leibeswand tritt, wie Taf. XXIV Fig. 23, 24 und 25, drei Querschnitte durch dieses kleine Gefäß zeigen. Bei diesem Embryo waren auf der linken Seite drei rudimentäre segmentale Quergefäße vorhanden, dem vollkommenen 2., 3. und 4. rechtsseitigen segmentalen Quergefäß entsprechend, die sich ähnlich verhielten.

Noch auf einen anderen Punkt will ich aufmerksam machen. Bei den Amphibien liegt bekanntlich den Ostia der Pronephros gegenüber, ein eigenthümliches Körperchen, das man als MALPIGHI'sches Körperchen oder Glomerulus der Vorniere bezeichnet. Wenn man unter einem MALPIGHI'schen Körperchen oder einem Glomerulus ein Gefäßknäuel versteht, der, von der Aorta ausgehend, wie bei dem Mesonephros, die Wände eines Urnierenkanälchens blinddarmförmig einstülpt, dann ist es meiner Meinung nach deutlich, dass das Gebilde, welches man Glomerulus der Vorniere nennt, man möge dasselbe als Glomerulus oder als Glomus bezeichnen, mit einem Glomerulus nichts gemein hat, ich habe dasselbe dann auch in einer früheren Arbeit (10) aus Mangel eines besseren Namens nach seinem Entdecker JOH. MÜLLER, das MÜLLER'sche Körperchen genannt. Bei den Anuren, wie bei den Urodelen besteht es aus einer lateralwärts in die Bauchhöhle vorspringenden faltenförmigen Verlängerung des Mesoblast an der Stelle, wo an der Radix mesenterii die Splanchnopleura in die Somatopleura umbiegt; in das Lumen dieser Falte setzt sich, besonders deutlich bei Rana, die Aorta unmittelbar fort. Es bildet eigentlich nichts Anderes als eine durch die Splanchnopleura bekleidete Ausstülpung der Aorta in die Leibeshöhle, ragt frei in dieselbe hinein und steht formal in gar keiner Beziehung zu dem Pronephros, denn es liegt einfach den Ostia desselben gegenüber. Wenn man einen Querschnitt durch die früheste Anlage des so-

genannten Glomerulus der Vorniere von *Rana esculenta* z. B. vergleicht mit der frühzeitigen Anlage eines noch unvollständigen segmentalen Quergefäßes der Arteria omphalo-mesenterica bei den Knorpelfischen, besonders aber mit einem wieder abortirenden Quergefäß der genannten Arterie (siehe Taf. XXV Fig. 22 und Taf. XXIV Fig. 26), dann stimmen die Bilder mit einander so sehr überein, dass sich unwillkürlich die Frage aufdringt, ob man vielleicht in dem sogenannten Glomerulus der Vorniere der Amphibien nicht das Rudiment eines eigenthümlich metamorphosirten Quergefäßes der Arteria omphalo-mesenterica zu erblicken hat, das hier seine ursprüngliche Bedeutung — wahrscheinlich die eines accessorischen Herzens — vollkommen aufgegeben, seine Lage aber, den Ostien des Pronephros gegenüber, bewahrt hat.

Entwicklung der Vena subintestinalis. Die Vena subintestinalis entwickelt sich verhältnismäßig erst spät, nämlich bei Embryonen aus Stadium VI. bei welchen das Herz sich zum größten Theil schon angelegt hat und die Aorta auf dem Höhepunkt ihrer Entwicklung steht. Die in Rede stehende Vena bildet sich erst wenn das hintere Ende des Embryo sich so weit vom Blastoderm abgeschnürt hat, dass der inzwischen entstandene After dem Blastoderm frei aufliegt, erst dann kann sie sich entwickeln, denn sie entsteht aus Zellen, welche sich von der ventralen Urdarmwand abspalten und mit Zellausläufern der Aorta in Verbindung treten. Ihre ersten Entwicklungsstadien sind sehr schwierig zu verfolgen. Wir haben gesehen, dass der Urdarm, am vorderen Abschnürungsende des Embryo vom Blastoderm, wenn die Herzbildung anfängt, sich in drei Stücke gliedert, welche wir als Dotterdarm, Herzdarm und eigentlichen Urdarm kennen lehrten. Etwas Ähnliches findet am hinteren Abschnürungsende des Embryo vom Blastoderm statt. Auch hier gliedert sich der Urdarm in drei Partien und zwar in 1) ein großes dorsales Stück, den eigentlichen Urdarm, ein mittleres kleines Stück, welches sich in Hämenchymzellen auflöst, die zum Theil oder gänzlich, das ist sehr schwierig zu sagen, sich an der Bildung der Vena subintestinalis betheiligen und 3) ein ventrales, ebenfalls kleines Stück, welches auf dem Blastoderm liegen bleibt, den (hinteren) Dotterdarm. Wie das Herz, so wächst auch die Vena subintestinalis in zwei Richtungen, nämlich nach vorn und nach hinten, ihr vorderes Wachsthumsende hält gleichen Schritt mit der kopfwärts weiteren Abschnürung des Urdarmes vom Blastoderm. Wir haben erwähnt, dass die bleibende und kräftige

Vena omphalo-mesenterica sinistra und die bei jungen Embryonen im hinteren Ende noch vorhandene, später auch hier abortirende Vena omphalo-mesenterica dextra mit der Vena subintestinalis in Verbindung treten und wir werden jetzt die Verhältnisse der letztgenannten Vene und ihre Beziehungen zu den Venae omphalo-mesentericae etwas genauer zu betrachten haben. Taf. XXII Fig. 14 ist ein Querschnitt durch einen Embryo aus einem Entwicklungsstadium zwischen V und VI: derselbe geht durch die hintere Darmpforte. Der Urdarm gliedert sich hier, wie man sieht, in drei Theile, den eigentlichen Urdarm *ud'*, den hinteren) Dotterdarm *dd* und ein Stück *m*, welches beide verbindet und sich jetzt noch nicht weiter differenziert hat. Der Schnitt liegt kurz vor dem After. In diesem Stadium der Entwicklung verschwinden die beiden Venae omphalo-mesentericae schon wieder kurz hinter der Herzanlage und die Aorta hat sich noch nicht bis in die Gegend entwickelt, von welcher der Querschnitt genommen ist. Das Blastoderm enthält in der Umgebung des Embryo noch keine Gefäße.

Taf. XXIV Fig. 19 stellt einen Querschnitt vor durch einen etwas älteren Embryo Stadium VII an seinem hinteren Abschnürungsende vom Blastoderm: das mittlere Stück des Urdarmes *m*, welches bei etwas jüngeren Embryonen den eigentlichen Urdarm mit dem (hinteren) Dotterdarm verbindet, hat sich hier zum Theil schon in Hämenchymzellen aufgelöst, welche sich unmittelbar an der Gefäßbildung theiligen. Diese Gefäßsprosse, die Anlage der Vena subintestinalis, treten mit Gefäßen des Blastoderms in Verbindung, welche im vorigen Entwicklungsstadium den Embryo noch nicht erreicht hatten. Weiter caudalwärts, wo der Embryo sich vollständig vom Blastoderm abgeschnürt hat, findet man sowohl an der ventralen, als auch an den lateralen Wänden des Urdarmes überall Hämenchymzellen, als Anlagen von Gefäßsprossen, die hier noch mehr isolirt, dort schon deutlich mit von der Aorta abtretenden Zellfortsätzen in Verbindung getreten sind. Diese Hämenchymzellen liegen an einzelnen Stellen den Zellen der Splanchnopleura so dicht an, dass sie oft den Eindruck machen, als ob sie dem mittleren Keimblatt entstammten. Die Thatsache jedoch, dass die aus ihr hervorgehenden Gefäße, bei etwas älteren Embryonen, mit der Aorta in freie Kommunikation treten, lässt, wie mir scheint, über ihren Ursprung aus dem Hypoblast wohl keinen Zweifel bestehen, nachdem wir gesehen haben, dass die Aorta nichts Anderes als ein abgeschnürtes Stück des Urdarmes selbst ist. Noch mehr caudalwärts verschwinden, Hand in Hand mit der Aorta,

auch diese Gefäßanlagen, am spätesten an der ventralen Urdarmwand, wo man denselben auch dort noch begegnet, wo die Anlage der Aorta noch vollkommen fehlt. Vor dem After sind indessen alle Gefäßanlagen der Vena subintestinalis vollständig verschwunden.

Taf. XXV Fig. 1, 2, 3 sind drei Querschnitte durch einen Embryo aus Stadium IX, an seinem hinteren Abschnürungsende vom Blastoderm. Fig. 1 liegt am meisten cranialwärts; auf der linken Seite der Urdarmwand liegt die große Vena omphalo-mesenterica sinistra, auf der rechten Urdarmwand das in diesem Stadium noch nicht abortirte hintere Ende der Vena omphalo-mesenterica dextra. Einen Schnitt mehr caudalwärts zeigt Fig. 2. Der Urdarm hat sich hier vom Blastoderm abgeschnürt, dadurch finden die beiden Venae omphalo-mesentericae Gelegenheit, sich zwischen Urdarm und dem hier nicht sehr deutlichen hinteren, Dotterdarm zu vereinigen. Noch mehr caudalwärts, wo auch die mesoblastalen Seitenfalten in Begriff stehen sich zu vereinigen, hat sich der genannte Gefäßstamm in zwei getheilt, das eine Stück setzt sich als Vena omphalo-mesenterica impar auf das Blastoderm fort, während das andere Stück unmittelbar unter der epithelialen (hypoblastalen Darmwand gelegen, als Vena subintestinalis weiter caudalwärts verläuft (siehe Fig. 3). Oder anders gesagt: die vom Blastoderm kommende Vena omphalo-mesenterica impar nimmt am hinteren Abschnürungsende des Embryo vom Blastoderm die Vena subintestinalis auf und theilt sich dann in die große und bleibende Vena omphalo-mesenterica sinistra und die kleine Vena omphalo-mesenterica dextra, welche in ihrem mittleren Theil entweder gar nicht zur Entwicklung kommt, oder wenn dies der Fall ist, sehr frühzeitig wieder abortirt.

Die weiter caudalwärts folgenden Verhältnisse der Vena subintestinalis, ihre zahlreichen Verbindungsbahnen mit der Aorta, die besonders in diesem und in den beiden nächstfolgenden Entwicklungsstadien so zahlreich sind und eine so mächtige Entfaltung erlangen, dass fast die ganze Darmoberfläche von Blutbahnen eingehüllt wird, brauche ich nicht weiter zu beschreiben, sie sind durch die Untersuchungen von BALFOUR (1), PAUL MAYER (16) und RÜCKERT (17) genügend bekannt.

Bei Embryonen aus demselben Entwicklungsstadium zeigt die Vena subintestinalis zuweilen etwas andere morphologische Verhältnisse, wodurch besonders ihre Duplicität sehr deutlich zu Tage tritt, wie aus Folgendem hervorgeht. Auf Taf. XXV Fig. 4 und 5 sind zwei Querschnitte eines Embryo abgebildet, welcher, was die Anlage

der Kiemenspalten betrifft, eben so alt, was dagegen die Herzbildung anlangt, etwas jünger ist als der letztbeschriebene Embryo. Die Vena omphalo-mesenterica sinistra hat sich kurz vor dem hinteren Abschnürungsende des Embryo vom Blastoderm in zwei getheilt, und zwar in ein großes Gefäß, welches als (linksseitige) Dottersackvene am ventralen Abschnitt des Urdarmes —, also an derjenigen Stelle des Embryo, an welcher derselbe in das Dotterblastoderm übergeht —, nach dem Blastoderm sich biegt und in ein kleines Gefäß, welches mehr dorsalwärts neben der Urdarmwand liegt, — die linksseitige Vena subintestinalis. Auf der rechten Seite der Urdarmwand findet man unmittelbar vor der Abschnürungsstelle des Embryo vom Blastoderm eine kleine Vena omphalo-mesenterica dextra, die sich vollständig ähnlich wie die gleichnamige linke verhält. Die Vena omphalo-mesenterica sinistra setzt sich unmittelbar in den Sinus venosus fort, dagegen fehlt bekanntlich das mittlere Stück der Vena omphalo-mesenterica dextra vollständig. Der Schnitt auf Taf. XXV Fig. 5 liegt weiter caudalwärts: neben dem (hinteren) Dotterdarm liegt links die größere, rechts die kleinere Vena omphalo-mesenterica, und diese beiden Venen vereinigen sich erst zu der Vena omphalo-mesenterica impar, nachdem der Dotterdarm vollständig verschwunden ist. Nachdem der Urdarm sich vom Blastoderm abgeschnürt hat, rückt sowohl die Vena subintestinalis dextra als die sinistra ganz nach der ventralen Mittellinie, beide bleiben auf zahlreichen Schnitten unmittelbar neben einander gelagert, ohne zu verschmelzen, und erst noch weiter caudalwärts vereinigen sie sich zu einem unpaaren Gefäße. Noch einmal habe ich bei einem Embryo aus einem jüngeren Entwicklungsstadium dieselben Verhältnisse angetroffen, aber ich wage nicht zu entscheiden, ob wir es hier mit einem regelmäßig wiederkehrenden, aber sehr schnell vorübergehenden Zustand zu thun haben, indem ich bei anderen Embryonen gleichen Alters die Verhältnisse fand, wie auf pag. 639 mitgetheilt ist.

Schließlich sind auf Taf. XXV Fig. 16—21 noch 6 Querschnitte durch einen Embryo aus Stadium XI abgebildet, bei welchem, wie wir gesehen haben, auch der hintere Theil der Vena omphalo-mesenterica dextra schon vollständig abortirt ist. Nachdem die Vena omphalo-mesenterica sinistra die in ihrem vorderen Abschnitt bestehende Vena omphalo-mesenterica dextra aufgenommen hat, theilt sie sich weiter caudalwärts in zwei, der eine kleine Ast ist die Vena subintestinalis, während der andere größere Ast als »Dottersackvene« sich weiter auf das Blastoderm fortsetzt (Fig. 16). Weiter hinterwärts,

wo der Embryo sich vom Blastoderm abgeschnürt hat, rückt die Vena subintestinalis ganz an den ventralen Darmrand (Fig. 17). Noch mehr caudalwärts löst sich die Subintestinalvene in ein Gefäßnetz auf, das ringsum den Darm umspinnt (Fig. 18, aber hier nicht mit der Aorta in Zusammenhang steht, denn dies findet erst weiter caudalwärts statt (Fig. 19). Die Zellen der ventralen Urdarmwand bilden sich hier theilweise in ein Hämenchymgewebe um, das zum Theil direkt an der Gefäß- vielleicht auch an der Blutbildung sich betheiligt, besonders ist dies unmittelbar vor der Kloakengegend der Fall. Einen Schnitt durch die Kloakengegend zeigt Fig. 20. Hinter der Kloake findet man die Oberfläche des Darmes (Schwanzdarm) wieder allseitig von Blutbahnen umhüllt (Fig. 21), die noch weiter caudalwärts, gleichzeitig mit der Aorta, allmählich verschwinden.

Was die Entwicklung der Venae cardinales betrifft, so kann ich darüber einfach mittheilen, dass dieselben nichts Anderes als unmittelbare Ausstülpungen des Sinus venosus sind. Indem nun, wie erwähnt, der Sinus venosus ein abgegliedertes Stück des Urdarmes bildet, so folgt daraus, dass auch die Venae cardinales in letzter Instanz nichts Anderes als abgeschnürte Theile des Urdarmes darstellen.

Nachdem die Entwicklungsgeschichte von *Acanthias vulgaris* gezeigt hat, dass das ganze Blutgefäßsystem ein abgegliedertes Stück des Urdarmes ist und zahlreiche frühere Untersuchungen schon festgestellt haben, dass die beiden Blutgefäßdrüsen, Thymus und Thyreoidea aus dem Hypoblast des Kopfdarmes ihren Ursprung nehmen, wird, wie mir scheint, eine erneute Untersuchung der Milz sehr wünschenswerth, denn es ist höchst wahrscheinlich, dass dieselbe nicht aus dem mittleren Keimblatt sich entwickelt, sondern aus dem Hypoblast ihren Ursprung nimmt, vielleicht nichts Anderes als ein abgegliedertes Stück des Urdarmes selbst ist, das sich in Hämenchymgewebe auflöst. (F. MAURER [Morphol. Jahrb. Bd. XVI. 1890] verdanken wir die interessante Mittheilung, dass die Milz der Anuren in ihrer ersten Anlage eine entodermale Bildung ist.) Was man als sogenanntes cytogenes, adenoides, conglobirtes oder reticuläres Bindegewebe zusammenfasst, wird wohl aus der Rubrik »Bindegewebe« zu streichen sein, denn es ist sehr wahrscheinlich dass dasselbe nicht

dem mittleren Keimblatt, sondern überall dem Hypoblast zugehört s. Taf. XXIV Fig. 10). Erweisen sich diese Vermuthungen als richtig, so würde dadurch die Homologie der Keimblätter noch schärfer in den Vordergrund treten. Von dem Epiblast wissen wir jetzt mit Sicherheit, dass aus demselben nicht allein die Nervenzellen und Nervenfasern, sondern auch das Stützgewebe des Centralnervensystems, das Glia- oder Neuroglia-gewebe entsteht. Der Hypoblast wäre dann das Keimblatt, welches nicht allein die Chorda, die epitheliale Bekleidung der Verdauungsorgane, der Respirations- und Cirkulationsorgane (Blut- und Lymphgefäßsystem), die Darmdrüsen etc. liefert, sondern aus dem auch die Blutgefäßdrüsen, Milz- und Lymphdrüsen, das Stützgewebe dieser Drüsen, das adenoide oder reticuläre Bindegewebe, sowie Blut und Lymphe entstehen (siehe auch die sehr wichtige Arbeit von M. VON DAVIDOFF »Untersuchungen über die Beziehungen des Darmepithels zum lymphoiden Gewebe«, in: Archiv für mikr. Anat. Bd. XXIX. 1887). Das doppelseitige mittlere Keimblatt wäre dann das Blatt, aus dem, außer den Urogenitalorganen, nur Stützgewebe (nämlich collagenes Bindegewebe, Knorpel, Knochen und Dentin) und Muskelgewebe hervorgehen. Am schwersten verständlich bleiben dann aber die Urogenitalorgane, besonders die Nieren, denn für die Geschlechtsdrüsen lässt sich wenigstens nachweisen, dass die eigentlichen Geschlechtszellen, die Ureier, welche beim Männchen zu den Spermatogonien und beim Weibchen zu den Ovarialeiern sich entwickeln, höchstwahrscheinlich nicht aus dem mittleren Keimblatt ihren Ursprung nehmen, wie ich an einer anderen Stelle (13) nachzuweisen versucht habe.

Leiden, Oktober 1892.

Nachtrag. In der vorläufigen Mittheilung (12) habe ich angegeben, dass das Blut und die Blutgefäße auf der Dottersackhaut aus den Meroeyten des Nahrungsdotters entstehen, nachdem dieselben sich fragmentirt haben, jedes Fragment sich mit einer Plasmanschicht umhüllt und sich in eine Zelle verwandelt hat. Fortgesetzte Untersuchungen haben mir jedoch mehr und mehr gezeigt, dass die freien Kerne oder die Meroeyten des Nahrungsdotters sich höchst wahrscheinlich überall nur indirekt an der Blut- und Gefäßbildung betheiligen, indem sie sich erst in Hypoblastzellen verwandeln, und aus diesen Zellen bilden sich dann das Blut und die

Endothelien der Dottersackgefäße. Eben so wenig wie im Embryo theiligt sich auf dem Dottersack das mittlere Keimblatt an der Blutbildung.

Auf die großen Formveränderungen der Hypoblastzellen des Dottersackes bei der Blutbildung, auf ihre Verwandlung in ein dem reticulären Bindegewebe gleichendes Gewebe sowohl bei der Anlage des auf dem Dottersack verlaufenden Theiles der Dottersackarterie, wie bei der der rechts- und linksseitigen Randarterie, und über die Rolle, welche die freien Kerne bei der Blutbildung spielen, werde ich in einer späteren Arbeit ausführlicher zurückkommen.

Litteraturverzeichnis.

1. F. M. BALFOUR, A Monograph on the Development of Elasmobranch Fishes. 1878.
- 2) — A Treatise on Comparative Embryology. Vol. II. 1881.
- 3) A. DOHRN, Studien zur Urgeschichte des Wirbelthierkörpers. VII. Entstehung und Differenzirung des Zungenbein- und Kieferapparates der Selachier. VIII. Entstehung und Bedeutung der Glandula thyreoidea. in: Mittheilungen aus der Zoologischen Station zu Neapel. Bd. VI. 1885.
4. E. GASSER, Über die Entstehung des Herzens bei Vogelembryonen. in: Archiv für mikr. Anatomie. Bd. XIV. 1876.
- 5) V. HENSEN, Beobachtungen über Befruchtung und Entwicklung des Kaninchens und Meerschweinchens. in: Zeitschrift für Anatomie und Physiologie. Bd. I. 1876.
6. W. HIS, Über die erste Anlage des Wirbelthierleibes. in: Archiv für mikr. Anatomie. Bd. II. 1866.
- 7) C. K. HOFFMANN, Zur Ontogenie der Knochenfische. in: Verhandelingen der koninkl. Akademie van Wetenschappen te Amsterdam. T. XXIII. 1882.
- 8) — Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Reptilien. in: Zeitschrift für wiss. Zoologie. Bd. XL. 1884.
- 9) — Weitere Untersuchungen zur Entwicklungsgeschichte der Reptilien. in: Morpholog. Jahrbuch. Bd. XI. 1885.
- 10) — Zur Entwicklungsgeschichte der Urogenitalorgane bei den Anamnia. in: Zeitschrift für wiss. Zoologie. Bd. XLIV. 1886.
- 11) — in: H. G. BRONN's Klassen und Ordnungen des Thierreichs. VI. Bd. III. Abth. Entwicklungsgeschichte der Reptilien. pag. 1873—2090. 1888—1890.

- 12] C. K. HOFFMANN, Über die Entstehung der endothelialen Anlage des Herzens und der Gefäße bei Hai-Embryonen (*Acanthias vulgaris*). in: Anat. Anz. Bd. VII. 1892.
- 13] — Étude sur le développement de l'appareil uro-génital des Oiseaux. in: Verhandelingen der koninkl. Akademie van Wetenschappen te Amsterdam. 2. Sectie. Deel I. No. 4. 1892.
- 14] H. JÜNGLOW, Über einige Entwicklungsvorgänge bei Reptilien-Embryonen. Inaugural-Dissertation. Kiel 1892.
- 15] A. KÖLLIKER, Entwicklungsgeschichte des Menschen und der höheren Thiere. 2. Aufl. 1878.
- 16] PAUL MAYER, Über die Entwicklung des Herzens und der großen Gefäßstämme bei den Selachiern. in: Mittheilungen der Zoolog. Station zu Neapel. Bd. VII. 1887.
- 17] J. RÜCKERT, Über die Entstehung der endothelialen Anlagen des Herzens und der ersten Gefäßstämme bei Selachier-Embryonen. Biologisches Centralblatt. 1888.
- 18] — Über die Entstehung der Exkretionsorgane bei Selachiern. in Archiv für Anatomie und Physiologie. Anatomische Abtheilung. 1888.
- 19] W. VAN WIJHE, Über die Mesodermsegmente und die Entwicklung der Nerven des Selachierkopfes. in: Verhandelingen der koninkl. Akademie van Wetenschappen. Bd. XXII. 1892.
- 20] — Über die Mesodermsegmente des Rumpfes und die Entwicklung des Exkretionssystems bei Selachiern. in: Archiv für mikr. Anatomie. Bd. XXXIII. 1889.
- 21] H. E. ZIEGLER und F. ZIEGLER, Beitrag zur Entwicklungsgeschichte von Torpedo. in: Archiv für mikr. Anatomie. Bd. XXXIX. 1892.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel XXII—XXV.

Für alle Figuren gültige Bezeichnung.

<i>ad</i> Aortadarm,	<i>dd</i> Dotterdarm (vorderer),
<i>ao</i> Aorta,	<i>d'd'</i> Dotterdarm (hinterer),
<i>a.o.m</i> Arteria omphalo-mesenterica,	<i>ds</i> Schwanzdarm,
<i>bg</i> Blutgefäße,	<i>endot</i> Endothelium,
<i>bg'</i> Blutgefäße rings um den Darm,	<i>epib</i> Epiblast,
<i>c</i> Cölom,	<i>epid</i> Epidermis,
<i>c'</i> abgeschnürtes Cölom,	<i>gw</i> Gehirnwand,
<i>ch</i> Chorda,	<i>h</i> Hypophyse,
<i>cl</i> Kloake,	<i>hd</i> Herzdarm,
<i>cp</i> Cavum pericardiale,	<i>hd'd</i> rechtsseitige Herzdarmhälfte,
<i>d</i> Darm,	<i>hd'l</i> linksseitige Herzdarmhälfte,

hdsv Herzdarm (Sinus venosus),
hd(t) Herzdarm (Truncus arteriosus),
hyp Hypoblast,
hyp' Hypoblast des Blastoderms,
k Kerne des Nahrungsdotters,
1.kb, *2.kb* etc. erster, zweiter Kiemen-
 bogen etc.,
kb' Kiemenbogen in Anlage,
1.ka, *2.ka* etc. erste, zweite Kiemen-
 arterie etc.,
kd Kopfdarm,
1.kh, *2.kh*, *3.kh* erste, zweite, dritte Kopf-
 höhle von VAN WIJHE,
1.kt, *2.kt* etc. erste, zweite etc. Kiemen-
 tasche,
1.k't, *2.k't* erste, zweite etc. Kiemen-
 tasche in Anlage,
l linke Seite,
m Mundöffnung (in Taf. XXIV Fig. 4
 noch geschlossen),
mh Mundhöhle,
myoc Myocardium,
pr Pronephros-Anlage,
r rechte Seite,
r.m Radix mesenterii,

s Somit,
sch Subchorda,
1.s.g, *2.s.g* etc. erstes, zweites etc. Quer-
 gefäß der Art. omphalo-mesenterica,
som Somatopleura,
spl Splanchnopleura,
spl' Splanchnopleura (Myocardium),
s.v Sinus venosus,
t.a Truncus arteriosus,
t.a' Endast des Truncus arteriosus,
th Thyreoidea,
tr.i Truncus-Einstülpung,
ud Urdarm,
v.c Vena cardinalis,
v.o.m.d(v.o.d) Vena omphalo-mesenterica
 dextra,
v.o.m.s(v.o.s) Vena omphalo-mesenterica
 sinistra,
v.o.m.i Vena omphalo-mesenterica im-
 par,
v'.o.m, *v.o.m* Vena omphalo-mesenterica
 in Anlage,
v.s Vena subintestinalis,
v.s.d, *v.s.s* Vena subintestinalis dextra,
 sinistra.

Tafel XXII.

- Fig. 1. Querschnitt durch einen Embryo von *Acanthias vulgaris* aus Stadium I. Vergr. $110/1$. *a*, *b*, *b'*, *c* siehe die Beschreibung.
 Fig. 2 und 3. Zwei Querschnitte durch die Anlage des Herzens eines Embryo aus Stadium II. Vergr. $240/1$.
 Fig. 4. Querschnitt durch den Vorderkopf eines Embryo aus demselben Entwicklungsstadium. Vergr. $100/1$.
 Fig. 5 und 6. Zwei Querschnitte durch die Anlage des Herzens eines Embryo aus Stadium III. Vergr. $240/1$.
 Fig. 7, 8 und 9. Drei Querschnitte durch die Anlage des Herzens eines Embryo aus Stadium IV. Vergr. $240/1$.
 Fig. 10, 11, 12 und 13. Vier Querschnitte durch die Anlage der Aorta eines Embryo aus Stadium IV. Vergr. $240/1$.
 Fig. 14. Querschnitt durch einen Embryo aus einem Stadium zwischen V und VI. Vergr. $240/1$. *m* siehe die Beschreibung.
 Fig. 15—20. Sechs Querschnitte durch das Herz eines Embryo aus Stadium VI. Fig. 15, 16, 20 Vergr. $240/1$, Fig. 17, 18, 19 Vergr. $125/1$.
 Fig. 21. Horizontalschnitt durch einen Embryo aus Stadium VI. Vergr. $45/1$.
 Fig. 22. Querschnitt durch einen Embryo aus Stadium VI. Vergr. $65/1$.

Tafel XXIII.

- Fig. 1—4. Vier Querschnitte durch die Anlage der Aorta eines Embryo von *Acanthias vulgaris* aus Stadium VI. Vergr. HARTNACK Ocul. II. Obj. 9.
 Fig. 5. Querschnitt durch einen Embryo aus Stadium VII. Vergr. $^{100}/_1$.
 Fig. 6—8. Drei Querschnitte durch einen Embryo aus Stadium VII. Vergr. Fig. 6 $^{240}/_1$, Fig. 7 und 8 $^{110}/_1$.
 Fig. 9. Querschnitt durch einen Embryo aus Stadium IX. Vergr. $^{240}/_1$.
 Fig. 10—12. Drei Querschnitte durch einen Embryo von Stadium VIII. Vergrößerung $^{110}/_1$.
 Fig. 13—16. Vier Querschnitte durch einen Embryo aus Stadium XII. Vergrößerung $^{50}/_1$.

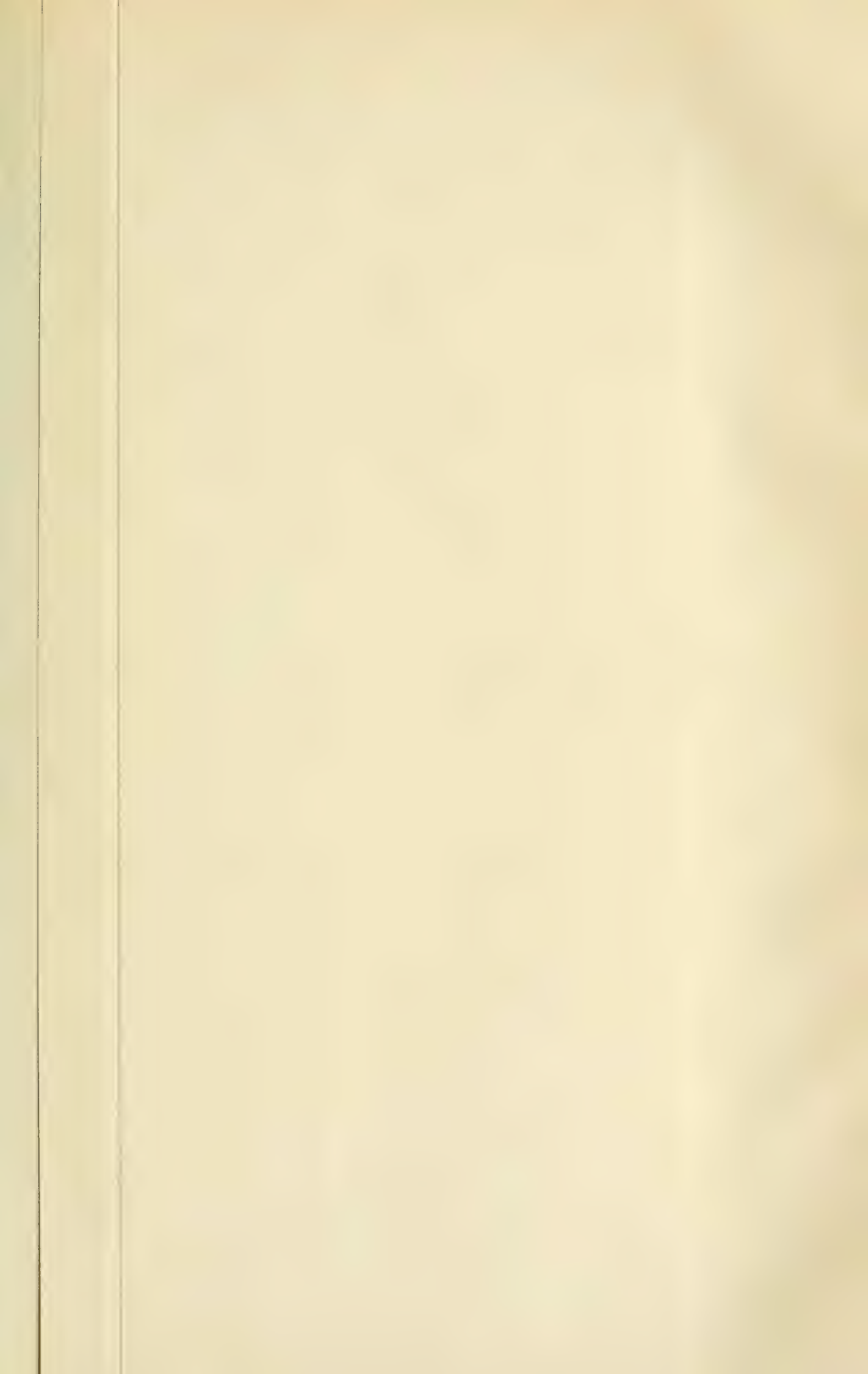
Tafel XXIV.

- Fig. 1. Querschnitt durch die Rumpfgegend eines Embryo von *Acanthias vulgaris* aus Stadium VI. Vergr. $^{160}/_1$. a siehe die Beschreibung.
 Fig. 2—3. Zwei Querschnitte durch einen Embryo aus Stadium VII. Vergrößerung $^{240}/_1$.
 Fig. 4—5. Zwei Longitudinalschnitte durch einen Embryo aus Stadium VII. Vergr. $^{60}/_1$. (In Fig. 4 ist durch punktirte Linien die Lage der ersten und zweiten Kiementasche angegeben.)
 Fig. 6—9. Vier Querschnitte durch einen Embryo aus Stadium VIII. Vergrößerung $^{110}/_1$.
 Fig. 10. Theil eines Querschnittes durch den Urdarm bei seinem Übergang in den Dotterdarm, wo das Urdarmepithel sich in, dem reticulären Bindegewebe gleichendes, Hämenchymgewebe auflöst, eines Embryo aus Stadium IX. HARTNACK Oc. II. Obj. 9.
 Fig. 11—15. Fünf Querschnitte durch einen Embryo aus Stadium VIII. Vergrößerung $^{110}/_1$.
 Fig. 16—18. Drei Querschnitte durch die Rumpfgegend eines Embryo aus Stadium VIII. Vergr. $^{110}/_1$.
 Fig. 19. Querschnitt durch einen Embryo aus Stadium VII. Vergr. $^{240}/_1$.
 Fig. 20. Querschnitt durch einen Embryo aus Stadium XII. Vergr. $^{50}/_1$.
 Fig. 21 und 22. Zwei Querschnitte durch einen Embryo aus Stadium XI. Vergr. $^{65}/_1$.
 Fig. 23—25. Drei Querschnitte durch einen Embryo aus Stadium X. Vergr. $^{160}/_1$. Fig. 23 liegt am meisten caudal-, Fig. 25 am meisten kopfwärts. I.s.g' abortiv gewordenes erstes segmentales Quergefäß der Arteria omphalomesenterica, in Fig. 23 in Verbindung mit der Aorta, in Fig. 24 frei durch die Leibeshöhle ziehend, in Fig. 25 zur parietalen Körperwand tretend.
 Fig. 26. Querschnitt durch den ersten (vordersten) Peritonealtrichter und die früheste Anlage des sogenannten Glomerulus der Vorniere von *Rana temporaria*. Vergr. $^{160}/_1$. Kopie Taf. XXXIV Fig. 46 Nr. 10.

Tafel XXV.

- Fig. 1—3. Drei Querschnitte durch einen Embryo von *Acanthias vulgaris* aus Stadium IX. Vergr. $^{110}/_1$.
 Fig. 4 und 5. Zwei Querschnitte durch einen anderen Embryo aus Stadium IX. Vergr. $^{160}/_1$.

- Fig. 6. Theil eines Querschnittes durch einen Embryo aus Stadium X. Vergrößerung $\frac{240}{1}$.
- Fig. 7. Derselbe Schnitt bei schwacher Vergrößerung. Vergr. $\frac{40}{1}$.
- Fig. 8—13. Sechs Querschnitte durch einen Embryo aus Stadium X. Vergrößerung $\frac{75}{1}$. *xhh* vorderste (accessore) Kopfhöhle (Anterior head-cavity von Miss J. PLATT).
- Fig. 14. Längsschnitt durch einen Embryo aus Stadium X. Vergr. $\frac{45}{1}$. V. N. trigeminus, VII. N. acustico-facialis, IX.X. N. accessorio-vagus.
- Fig. 15. Theil eines gleichartigen Längsschnittes durch einen anderen Embryo aus Stadium X. Vergr. HARTNACK Oc. II. Obj. 7.
- Fig. 16—21. Sechs Querschnitte durch einen Embryo aus Stadium XI. Vergrößerung $\frac{75}{1}$.
- Fig. 22 und 23. Zwei Querschnitte durch einen Embryo aus Stadium XI. Vergrößerung $\frac{100}{1}$. *a.a* siehe die Beschreibung.
-



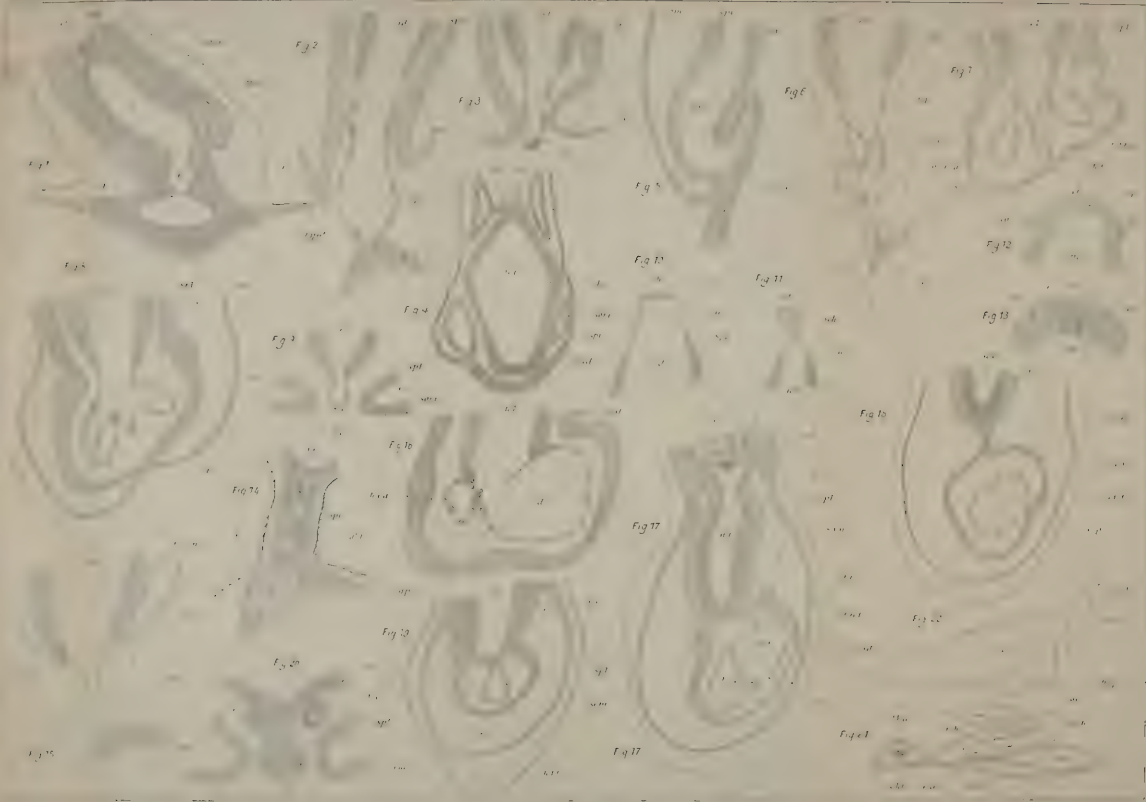


Fig 1

Fig 2

Fig 3

Fig 4

Fig 5

Fig 6

Fig 7

Fig 9

Fig 12

Fig 13

Fig 14

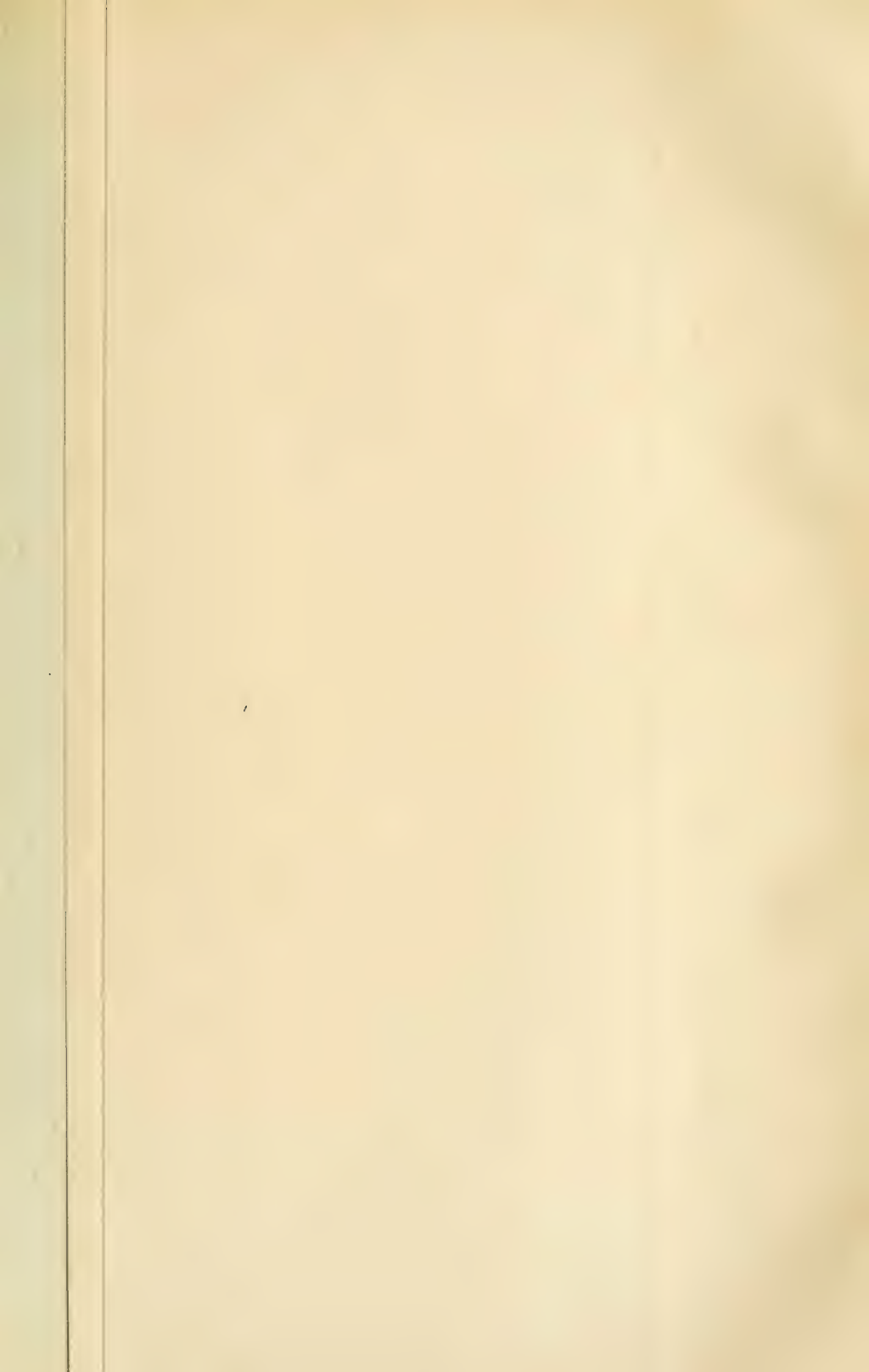
Fig 8

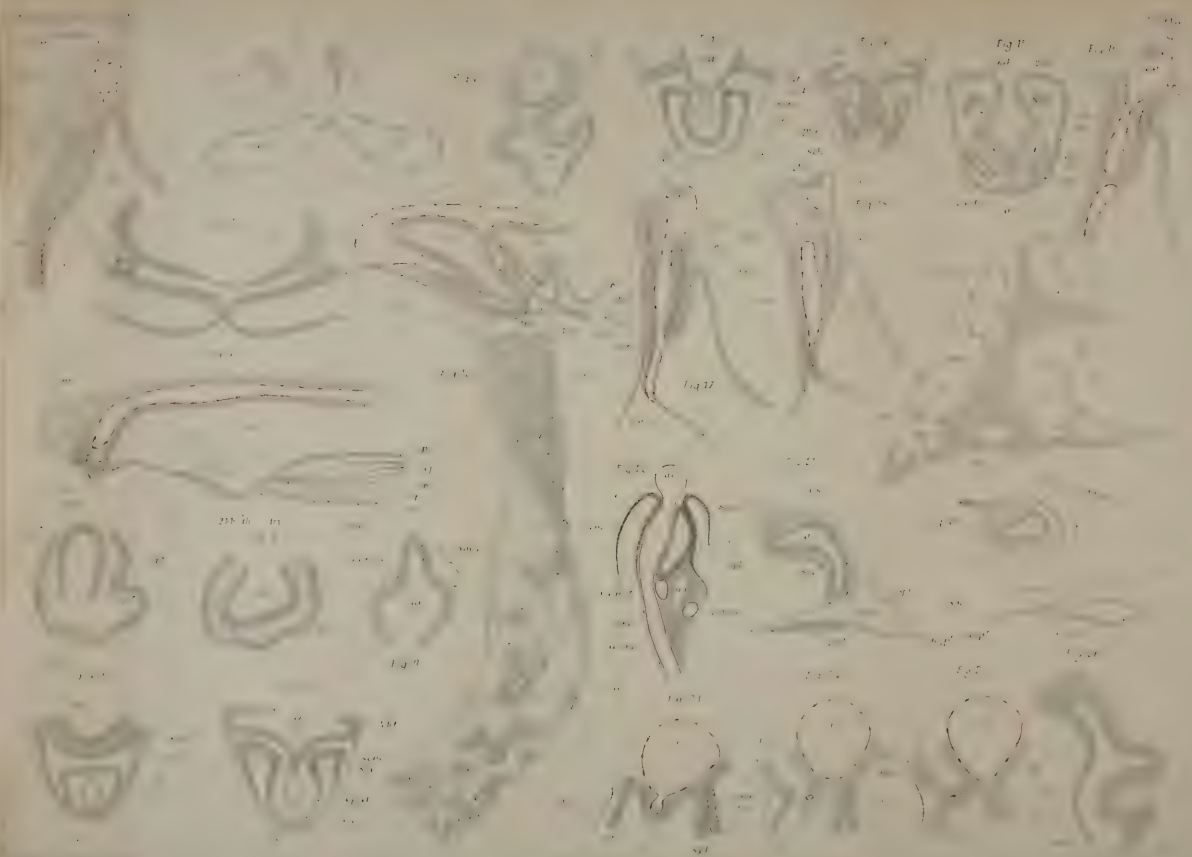
Fig 10

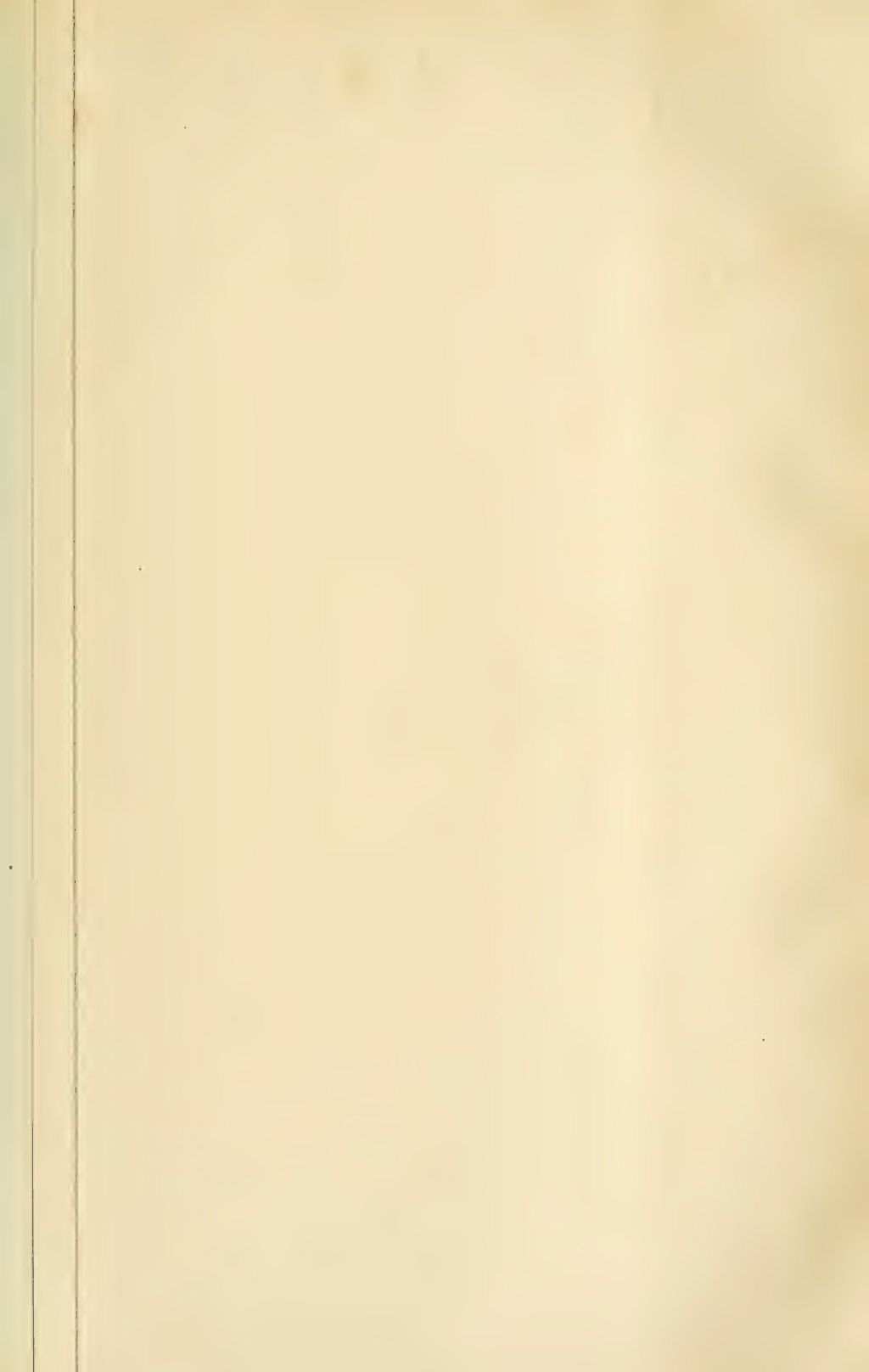
Fig 11

Fig 16

Fig 15







Beiträge zur vergleichenden Anatomie der Wirbelsäule.

I.

Über den Urzustand der Fischwirbelsäule.

Von

Dr. Hermann Klaatsch,

Privatdocent und Assistent am anatomischen Institut zu Heidelberg

Mit Tafel XXVI und 1 Figur im Text.

Einleitung zu dieser und zu den folgenden Mittheilungen.

Die vorliegende Abhandlung soll die Mittheilung einer Reihe von Untersuchungen über das Achsenskelet der Wirbelthiere eröffnen. Beim Eintritt in dieses so vielfach kultivirte Gebiet morphologischer Forschung ist es geboten, einen Blick auf die historische Entwicklung unserer Kenntnisse von der Wirbelsäule zu werfen und die Gesichtspunkte darzulegen, welche mich bei dem Gang meiner Untersuchungen leiteten.

Das Studium der Wirbelsäulenlitteratur ergiebt, dass die wichtigsten Bearbeitungen des Gegenstandes einer älteren Periode angehören und dass die letzten Jahrzehnte nur wenige bedeutendere Arbeiten auf diesem Gebiete aufzuweisen haben.

Noch heute stellen die in den sechziger Jahren erschienenen Arbeiten GEGENBAUR's die Basis dar, auf welcher sich die weitere Forschung aufzubauen hat. In seinen Untersuchungen über die Wirbelsäule der Amphibien und Reptilien sowie in den an die Prüfung der Lepidosteuswirbelsäule geknüpften Ausführungen hat GEGENBAUR zum ersten Mal dargethan, welchen Antheil die Chorda,

die Chordascheide und das perichordale Gewebe am Aufbau des Wirbelkörpers besitzen.

Dadurch wurden die älteren Angaben, namentlich diejenigen von JOH. MÜLLER und KÖLLIKER z. Th. korrigirt, z. Th. erst ins rechte Licht gesetzt und zugleich wurde in großen Zügen der Plan der Wirbelsäulenbildung durch alle Wirbelthiergruppen entworfen. Keine der folgenden Untersuchungen hat hieran etwas Wesentliches zu ändern vermocht, wie denn auch keiner der späteren Forscher auch nur annähernd die Höhe des Standpunktes erreicht, von welchem jene Forschungen beherrscht werden.

Über eine möglichst große Zahl von Formen suchte GOETTE seine Wirbelsäulenstudien auszudehnen. Neben der Auffindung zahlreicher neuer Thatsachen finden sich in GOETTE's Arbeiten über den betreffenden Gegenstand manche Irrthümer, welche weniger die Beobachtung als die Beurtheilung der Facta betreffen. Für die Wirbelsäule der Fische, namentlich der Teleostier, fanden diese ihre Korrektur durch GRASSI, dessen vortreffliche im GEGENBAUR'schen Sinne durchgeführte Bearbeitung der Teleostierwirbelsäule am meisten von allen neueren Arbeiten die Kenntnis des Gegenstandes gefördert und für das specielle Gebiet nahezu erschöpfend behandelt hat.

In einer ganz anderen Richtung erweiterten die paläontologischen Befunde unsere Kenntnisse. Eine Reihe von Thatsachen wurde so ans Licht gefördert, für den Anatomen eine höchst willkommene Ergänzung des Materials, welches der vergleichenden Untersuchung der recenten Formen und ihrer Ontogenese entstammt. Wie diese paläontologischen Befunde erst durch die morphologische Verwerthung in ihrer wahren Bedeutung erkennbar werden, so regen sie andererseits neue Fragen an. So veranlassten sie die Entstehung der umfangreichen Arbeiten HASSE's, welche die Kenntnis der Selachier-Wirbelsäule in ausgedehnter Weise fördernd, zugleich den Stammbaum dieser Fischgruppe beleuchteten. In letzterer Beziehung sind die HASSE'schen Elasmobranchierstudien vor Allem werthvoll, weniger hingegen für die Kenntnis der Wirbelsäule als solcher. Für die Förderung der letzteren in denjenigen Punkten, wo allgemeinere Resultate sich erhoffen ließen, reichten die Grundlagen, welche HASSE den recenten Formen entlehnte, nicht aus. Dass er dies neuerdings selbst erkannte, zeigt HASSE durch die Änderung seiner Anschauungen über mehrere Punkte, welche er in seiner Mittheilung über die Wirbelsäule von Triton taeniatus zur Sprache bringt.

In gleicher Weise wie die paläontologischen Befunde repräsentiren

auch die mannigfachen Specialangaben über die Wirbelsäule morphologisch wichtiger Formen ein Material, welches erst durch die Verwerthung in einer allgemeineren Zusammenfassung der Thatsachen nutzbringend wird. Dies gilt z. B. von den ontogenetischen Angaben BALFOUR's und PARKER's über die *Lepidostens* Wirbelsäule.

Leider sind solche entwicklungsgeschichtliche Beschreibungen des Achsenskelets der selteneren Fischformen nicht sehr reichlich vorhanden, vielfach wurde dieses Organsystem in Vergleichung mit anderen, weit weniger wichtigen auffällig vernachlässigt.

Aus dieser kurzen historischen Übersicht erhellt, in welchem Sinne ich an die Aufgabe herantrete, auf der von GEGENBAUR geschaffenen Grundlage die Kenntnis des Achsenskelets zu fördern.

Wie viel hier noch zu thun bleibt und in welcher Richtung vorzugsweise Fortschritte anzubahnen sind, ergiebt eine kurze Betrachtung der Fragen, die sich jedem mit dem Gegenstand vertrauten Forscher aufdrängen werden.

Als Ausgangspunkt diene der Zustand der Wirbelsäule, wie ihn der Mensch und die Säugethiere darbieten, da er für den Anatomen im Vordergrund des Interesses steht.

Die beträchtliche Persistenz der Chorda in intervertebralen Apparaten verleiht der Säugethierwirbelsäule ihr Characteristicum, und mit diesem Punkte muss vor Allem gerechnet werden, wenn der Versuch, die Wirbelsäule der Säugethiere an niedere Formen anzuschließen, von Erfolg gekrönt sein soll.

Intervertebrale Apparate finden wir auch bei den Sauropsiden, aber das Verhalten der Chorda zu denselben ist sehr verschieden von dem Mammalierzustand. Erwägt man ferner die weitgehende Divergenz in allen Organsystemen, die sich zwischen den Sauropsiden und Säugethieren mehr und mehr offenbart, so schärft sich die Frage zu, ob die Säugethiere nicht weit direktere Anschlüsse an niedere Wirbelthiere, an Amphibien und Fische bieten, als an Sauropsiden. Von diesem Gesichtspunkt aus gewinnt das eigenthümliche histiologische Bild Bedeutung, welches die Ligg. intervertebralia der Säugethiere bieten, und der Verknüpfung der Formen mit einander reiht sich die Frage nach der morphologischen Bedeutung des «Anulus fibrosus» an.

Damit wird die genaue Kenntnis der niederen Zustände Postulat, sowohl der Amphibien als auch der Fische. Namentlich die Be-

ziehung des Achsenskelets dieser beiden Gruppen zu einander bedarf der Aufklärung. Da sich bei den Amphibien noch sehr niedere Zustände des Achsenskelets finden, so wählte GEGENBAUR dieselben als Ausgangspunkt, indem er zunächst die Fische nicht eingehender berücksichtigte. Auch später, als er die *Lepidosteus*wirbelsäule in den Kreis der Untersuchung zog, weil er hier Beziehungen zu Amphibienzuständen vermuthete, hat er doch die Frage nach dem Anschluss des Achsenskelets der Amphibien an das der Fische nicht weiter verfolgt. Meine eigenen Untersuchungen drängten mich zu der Überzeugung, dass die Wirbelkörperbildung der Amphibien nur bei strenger Durchführung der Vergleichung mit den entsprechenden Vorgängen bei Fischen völlig verstanden werden kann. Die Vergleichung der Chordascheide beider Wirbelthiergruppen erweist sich als durchaus nothwendig. Nun sind aber weder bei den Amphibien noch bei den Fischen die Verhältnisse der Chordascheide völlig klar erkannt.

Über die Chordascheide der Amphibien liegen noch keine genügenden Angaben vor. Noch ist die Frage nicht beantwortet, ob bei den Amphibien die beiden Bestandtheile der Chordaumhüllung der Fische eine innere Chordascheide) und eine äußere (*Elastica*, sich finden. Neuerdings beschreibt HASSE bei Urodelen diese beiden Bestandtheile. Die innere Chordascheide enthält nach HASSE's Angaben Zellen; in ihr bilden sich die Intervertebralknorpel. Nach außen von diesen liegt alsdann die *Elastica*. Acceptirt man die Richtigkeit der Deutung dieser Schichten, so wird die Frage nach dem Anschluss der Urodelen an die Fische in einer bestimmten Richtung zugeschrärf: An welche Formen unter den Fischen lässt sich der betreffende Zustand anknüpfen? Dazu kommt die andere Frage, wie es mit den Anuren steht? Für diese liefert die ganz kürzlich erschienene Abhandlung HASSE's neues thatsächliches Material. Die Fragen, welche durch die eigenthümlichen Befunde angeregt werden, hat HASSE nicht weiter verfolgt, indem er nur ganz allgemein die »Anuren als ein Mittelglied zwischen den Fischen und Urodelen« hinstellt.

Es ist klar, dass alle diese Betrachtungen gänzlich der festen Basis entbehren, so lange nicht die Zustände bei den Fischen selbst völlig aufgeklärt sind. Diese letzteren sind viel zu mannigfaltig, als dass man von einem Anschluss der Amphibien an Fische kurzweg reden könnte. Bedenkt man die weite Kluft, die in den meisten Organsystemen die jetzt lebenden Vertreter der Amphibien und Fische

von einander trennt, so wird man zu großer Vorsicht gemahnt bei der Vergleichung der Wirbelsäulen beider Klassen. A priori ist es durchaus nicht nöthig anzunehmen, dass Wirbelkörper bei der einen Klasse mit solchen bei der anderen irgend einen genetischen Zusammenhang haben: im Gegentheil, der niedere Zustand der Amphibien macht es wahrscheinlich, dass ihr Anschluss an die Fische tief unten am Stamme der letzteren zu suchen sei. Bei den Fischen tritt uns eine viel größere Mannigfaltigkeit des Achsenskelets entgegen, als bei den höheren Vertebraten. Neben Formen mit persistenter Chorda, die eine mächtige zellenlose Chordascheide und eine äußere *Elastica* besitzen, treffen wir solche mit knorpeligen und solche mit knöchernen Wirbelkörpern. Eine Reihe von Fragen knüpft sich an diese Befunde. Die wenigsten derselben sind bisher genügend beantwortet worden.

Die erste Frage, die sich aufdrängt, ist die nach dem Urzustand, auf den die mannigfachen Befunde hinweisen und von dem aus sie als verschiedene Entwicklungsbahnen sich werden darthun lassen. Geht man auf den Zustand zurück, wo noch keine Wirbelkörper gebildet sind, so findet man ein ziemlich gleichmäßiges Verhalten der Bögen und der perichordalen Theile bei den verschiedenen Gruppen, aber auch diese vereinfachten Zustände sind bisher nicht auf eine gemeinsame Basis zurückgeführt worden. Die größte Schwierigkeit setzen die Selachier einer einheitlichen Beurtheilung entgegen. Es gilt zu entscheiden, ob die »zellige Chordascheide« dieser Gruppe der zellenlosen Chordascheide der Cyclostomen und Knorpelganoiden entspricht, wie SCHNEIDER und RETZIUS anzunehmen geneigt sind, oder ob die zellige Chordascheide der Haie dem perichordalen Gewebe, der »skeletogenen« Schicht zugehört, wie GEGENBAUR, GOETTE, HASSE und ganz neuerdings auch C. RABL vermuthen.

Mit der Lösung dieser Frage hängt die Vergleichung des Urzustandes der cranioten Fische mit dem Leptocardier-Achsenskelet innig zusammen.

Auf der anderen Seite aber reiht sich ganz unmittelbar eine andere höchst wichtige Frage hier an und ist in ihrer Behandlung von der Beantwortung der ersten abhängig, nämlich diejenige nach dem Wesen der knorpeligen Wirbelkörperbildungen, welche bei den Plagiostomen sich finden. Entstehen dieselben innerhalb oder außerhalb der Chordascheide? Hierbei erweist sich die Prüfung der bisher sehr wenig genau erkannten Dipnoerwirbelsäule von Bedeutung.

Die Entstehung knöcherner Wirbelkörper kann bei Fischen mit

knorpeligen Bildungen sich kombiniren (Lepidosteus) oder auch gänzlich unabhängig von solchen sich vollziehen (Teleostier). Diese Vorgänge gewinnen durch gewisse paläontologische Befunde neues Interesse: auch bietet die Ontogenese noch Punkte dar, deren Bedeutung bisher nicht genügend erkannt war. Allgemeinere Betrachtungen über den Begriff des Wirbelkörpers, der bei den Fischen noch so wenig fixirt erscheint, ergeben auch für das Kopfskelet einige neue Gesichtspunkte.

Ferner geben die Bogenbildungen reichen Stoff zu weiterer Forschung. Der knorpelige Zustand derselben regt die Frage nach der Herkunft des Knorpelmaterials aufs Neue an. An die ventralen Bogenbildungen knüpft die erst neuerdings wieder lebhaft diskutierte Frage nach der Homologie der Rippen an.

Ergeben sich somit vom Urzustande der Fische aus aufwärtssteigend zahlreiche Punkte, deren Erledigung eine nothwendige Vorarbeit für die Erkenntnis des Achsenskelets der höheren Wirbelthiere repräsentirt, so verweisen andererseits die niedersten Zustände der Fische abwärts und drängen zu Fragestellungen, welche geeignet sind, auf die Anfänge des Achsenskelets überhaupt und die Herkunft der Chorda Licht zu werfen.

Für viele der angeführten Probleme ist die Reihenfolge ihrer Erledigung durch die Sache selbst vorgezeichnet. Wo dies nicht der Fall ist, binde ich mich nicht an eine bestimmte Gruppierung des Stoffes.

Was die Nomenklatur anbetrifft, so werde ich, so weit es irgend angeht, die Ausdrücke »cranial« und »terminal« gebrauchen, um Lagebeziehungen von Theilen innerhalb des Achsenskelets zu bestimmen. Ich ziehe »terminal« dem kürzlich von FROIER vorgeschlagenen »ural« vor, da letzterer Ausdruck eben so wie »caudal« für die Schwanzregion selbst ungeeignet ist.

Über den Urzustand der Fischwirbelsäule.

Wie in der Einleitung gezeigt wurde, stellt die Kenntnis des Urzustandes der Fischwirbelsäule ein Postulat dar für die erfolgreiche Bearbeitung einer Reihe anderer Probleme. Es soll daher die Aufgabe der vorliegenden Mittheilung sein, diejenigen Punkte aufzudecken, in welchen das Achsenskelet der Cyclostomen, Ganoiden, Teleostier, Dipnoer und Selachier eine fundamentale Übereinstimmung mit einander erkennen lässt. Diese Punkte dürfen als gemeinsame Erbstücke von einer Vorfahrenform beurtheilt werden. Sie zeigen den Ausgangspunkt, von welchem nach verschiedenen Richtungen

hin sich die Zustände entwickelten, welche wir bei den erwachsenen Vertretern der jetzt lebenden Fischformen realisiert finden. Zugleich soll versucht werden, diesen Urzustand durch Vergleichung mit dem einzigen bisher bekannten Vertreter der Leptocardier, dem Amphioxus, genetisch zu beleuchten.

Damit ist das Thatachenmaterial umgrenzt, welches in vorliegender Abhandlung zur morphologischen Verwerthung herangezogen werden soll.

Einen Hinweis auf die Richtung, in welcher der fragliche Urzustand der Fischwirbelsäule gesucht werden muss, ergibt ohne Weiteres die Vergleichung der oben genannten Fischgruppen mit einander. Eine solche zeigt, dass einige derselben einen Zustand des Achsenskelets zeit lebens behalten, welcher bei anderen ontogenetisch durchlaufen wird. Schon JOHANNES MÜLLER wies darauf hin, dass der Jugendzustand der Teleostier mit dem der erwachsenen Knorpelganoiden übereinstimmt.

Mit den Knorpelganoiden stimmen die Cyclostomen in den wesentlichen Punkten überein. Dass hier der niedere Zustand vorliegt, von dem derjenige der Knochenganoiden, Teleostier, Dipnoer und Selachier abgeleitet werden muss, haben GEGENBAUR und später GRASSI ausführlicher dargethan. Für die meisten Vertreter der zuletzt aufgeführten Formen bietet die Rückführung auf ein Cyclostomen- resp. Störstadium heute keine großen Schwierigkeiten mehr dar: nur die Selachier nehmen hierin eine Ausnahmestellung ein. Für sie konnte bisher der Anschluss an die übrigen Fische nicht in einer über jeden Zweifel erhabenen Weise dargethan werden. Dies hat seinen Grund darin, dass die Haifische das kritische Stadium der Ontogenese, welches zur Vergleichung mit dem erwachsenen Cyclostomenzustand dienen muss, sehr frühzeitig durchlaufen wird. Von einigen Autoren wie GRASSI, RETZIUS, SCHNEIDER wurde es in seiner Bedeutung erkannt, von anderen wie GOETTE und ganz neuerdings wieder von RABL wurde es nicht in der richtigen Weise beurtheilt. Da es nun von großer Bedeutung ist, gerade den Selachiern in einem so fundamentalen Punkte die ihnen gebührende Stellung definitiv zu sichern, so werde ich denselben hauptsächlich die Aufmerksamkeit zuwenden.

In dem niederen Zustand, wie ihn Cyclostomen und Knorpelganoiden darbieten, finden wir den zelligen Chordastrang von einer dicken zellenlosen Hülle umgeben, welche allgemein als eine Absonderung der Chordazellen betrachtet wird. Ich werde dieselbe

kurzweg als »Chordascheide« bezeichnen. Nach außen hin bildet eine starke elastische Haut die Abgrenzung gegen die perichordalen Gewebslagen. Diese »Elastica«, wie ich mit ausdrücklicher Vermeidung aller sonst üblichen weiteren Bezeichnungen (externa) dieser Schicht sagen werde, hängt mit den perichordalen Theilen zusammen; diese selbst wieder lassen sich sondern in eine centrale Gewebsmasse, welche unmittelbar der Elastica aufliegt und die Umbüllung des Neuralkanals sowie der Leibeshöhle resp. des Caudalkanals bildet. Da sie von den umgebenden die Verbindung mit den Myosepten und der Cutis herstellenden Theilen makroskopisch wie mikroskopisch sich leicht sondern lässt, so hat man sie nach KÖLLIKER's Vorgang mit Recht als etwas Besonderes betrachtet und ihr den Namen der skeletogenen Schicht gegeben. Nur GOETTE wollte die Berechtigung zu einem solchen Vorgehen nicht anerkennen, lediglich aus dem Grunde, dass die betreffende Schicht mit den umgebenden Theilen zusammenhängt. Von einem solchen Gesichtspunkt aus dürfte man aber auch z. B. die Cutis keines besonderen Namens würdigen. Indem ich der älteren Auffassung gegen GOETTE mich anschließe, möchte ich eine Namensänderung vorschlagen, die rein sprachlich geboten schwerlich auf Widerstand stoßen dürfte. Eine skeletogene Schicht bezeichnet streng genommen etwas, das aus dem Skelet hervorgeht, da wir es aber hier mit einer Gewebslage zu thun haben, welche Skelettheile hervorgehen lässt und jedenfalls den Boden für die Bildung derselben liefert, so ist es angezeigt, diese Schicht fortan als die skeletoblastische zu bezeichnen. Damit soll nicht die Meinung erweckt werden, als ob die Elemente derselben skeletbildend thätig seien und es dürfte sich vielleicht, um kein Vorurtheil zu erwecken, ein noch mehr indifferenter Name empfehlen. Doch mag der vorgeschlagene einstweilen den älteren unzutreffenden Namen ersetzen.

Bei der Beziehung der verschiedenen Zustände auf den gemeinsamen Ausgangspunkt soll zuerst die Chordascheide nebst Elastica, sodann die skeletoblastische Schicht geprüft werden.

1. Chordascheide und Elastica.

Von den Cyclostomen erwähne ich an dieser Stelle in Betreff der Chordascheide und der Elastica nur diejenigen Punkte, welche als Basis für die Vergleichung mit den anderen Fischen zu dienen haben. Alle Autoren stimmen darin überein, dass die Elemente des Chordastranges

eine Chordascheide (*Scb*) liefern, welche Anfangs homogen, später fibrillär zerfallen, zu einem ziemlich dicken Cylinder heranwächst, ohne dass jemals Zellen im Inneren dieser cuticularen Masse vorhanden wären (cf. Fig. 2, 3). Eine besondere innere Grenzschicht konnte an dieser Chordascheide nicht wahrgenommen werden (SCHNEIDER).

Über die physikalischen, chemischen und optischen Eigenthümlichkeiten der dicken *Elastica* (*E'*), welche die Chordascheide umgiebt, besteht ebenfalls keine Meinungsverschiedenheit. Sie verdient den Namen der elastischen Haut vollkommen nach ihrem Verhalten gegen Reagentien; dass fensterartige Durchbrechungen in dieser Haut vorhanden sind, wurde mehrfach angegeben.

Von den übrigen Fischen schließen sich am besten, wie längst anerkannt, die Knorpelganoiden an die Cyclostomen an. Nachdem JOH. MÜLLER den Bau der Störwirbelsäule aufgeklärt, haben LEYDIG, KÖLLIKER, GEGENBAUR und HASSE genauere Angaben über dieselbe gemacht. Aus diesen geht hervor, dass die Accipenseriden in Übereinstimmung mit den Cyclostomen eine dicke zellenlose Chordascheide und nach außen davon eine starke *Elastica* besitzen. KÖLLIKER glaubte noch eine weitere Sonderung in der Chordascheide vornehmen zu müssen, indem er die innerste Lage derselben als *Elastica interna* unterschied. GEGENBAUR bestritt die Berechtigung zu diesem Vorgehen, eine Auffassung, der ich mich nach Untersuchung erwachsener *Acc. sturio* und jugendlicher *Acc. ruthenus* durchaus anschließen muss.

Von allen anderen Autoren abweichende Angaben hat neuerdings LVORFF gemacht, indem er das Vorhandensein von »Bindegewebszellen« oder doch der Reste von solchen in der Chordascheide des Störs und des Petromyzon beschreibt. Seine Abbildungen sind jedoch für die Zellnatur der spindelförmigen Gebilde keineswegs überzeugend. Da von Kernen in denselben weder etwas erwähnt noch gezeichnet wird, so können die Behauptungen LVORFF's keinen Anspruch auf Beachtung erheben.

Auf HASSE's histologische Anschauungen über die Chordascheide des Störs werde ich weiter unten bei der Erörterung der Chordascheidenstruktur zurückkommen. Ich lasse sie hier bei Seite, weil sie Schwierigkeiten des Verständnisses erwecken, ohne dass die That-sachen solche bedingen.

Die Knochenganoiden entfernen sich im erwachsenen Zustand weit von den Knorpelganoiden. Die bei den ersteren auftretende Wirbelkörperbildung beeinflusst in hohem Grade die Chorda und ihre Hüllen.

Um also den Anschluss an die niederen Zustände, speciell denjenigen des Störs zu bewerkstelligen, ist es geboten die Ontogenese heranzuziehen; das Wenige, was hierüber bekannt wurde, genügt um zu zeigen, dass die Knochenganoiden ein Störstadium durchlaufen.

Am besten bekannt sind die Verhältnisse bei *Lepidosteus*. An dem 18 cm langen Exemplar, welches GEGENBAUR zu seinen bekannten Untersuchungen diente, fand sich am Schwanzende noch eine vollständig erhaltene Chorda. »Die sehr ansehnliche Chordascheide bestand aus zwei Lamellen, einer inneren sehr dicken glashellen und einer äußeren dünnen, welche viel stärker lichtbrechend erschien und von feinen Spalten durchsetzt war« (pag. 360 cf. GEGENBAUR, Taf. VII Fig. 2 und 3). GEGENBAUR erkannte die vollkommene Übereinstimmung dieser beiden gänzlich der Zellen entbehrenden Lamellen mit der Chordascheide und der *Elastica* des Störs.

Was GEGENBAUR in dem relativ weit vorgeschrittenen Entwicklungsstadium nur an beschränkter Stelle nachweisen konnte, fanden BALFOUR und PARKER bei 2—3 cm langen *Lepidosteus*larven über die ganze Länge des Achsenskelets verbreitet. Von *Polypterus* und *Amia* geben LEYDIG und GEGENBAUR an, dass sich die beiden Schichten in ähnlicher Weise finden wie bei *Lepidosteus*; bei einem 12 cm langen *Polypterus* sah GRASSI die *Elastica* »sottilissima ed incompleta« (pag. 45).

Bei den nahen Beziehungen, welche *Amia* in allen Organsystemen mit den Teleostiern besitzt, ist es sehr wahrscheinlich, dass beide im Urzustand der Wirbelsäule übereinstimmen. Hierfür sprechen auch die paläontologischen Befunde der *Amiadenreihe* (s. unten).

Für die Teleostier hat GRASSI die Richtigkeit der JOH. MÜLLER'schen Ansicht erwiesen, nach welcher dieselben in ihrer Jugend den Störzustand durchlaufen. Bei ganz jungen Salmoniden, Esociden und Cyprinoiden fand GRASSI die Chorda von einer dickeren, hellen, zellenlosen inneren Zone und einer dünnen äußeren, stark lichtbrechenden Schicht umgeben. Ein Blick auf den von mir abgebildeten Querschnitt einer jungen Forelle (Fig. 4) zeigt klar die Übereinstimmung mit dem Störbefund. Diese Übereinstimmung bleibt auch späterhin trotz den mit der Wirbelkörperbildung auftretenden Komplikationen in so fern gewahrt, als die Chordascheide der Teleostier eben so wie die der Knochenganoiden, niemals Zellen enthält.

Durch GRASSI's Untersuchungen wurden die wenig klaren Ausführungen GOETTE's über die Teleostierwirbelsäule korrigirt. Letzterer hielt fälschlich die *Elastica* für aus Zellen zusammengesetzt

und gründete hierauf eine gänzlich haltlose Parallele mit Selachierbefunden, die er ebenfalls falsch beurtheilt hatte. GRASSI zeigte klar, dass GOETTE'S Angaben, die sich auf die Betrachtung von Flächenbildern beziehen, auf Beobachtungsfehlern beruhen.

Während die bisher betrachteten Formen ohne Schwierigkeit auf einen gemeinsamen Urtypus der Chordascheide und der *Elastica* sich beziehen lassen, geben die Selachier noch heute zu derartigen Meinungsdifferenzen über die betreffenden Punkte Anlass, dass ihre Rückführung auf die anderen Fische keineswegs ohne Weiteres möglich erscheint.

Der Zustand der erwachsenen Selachier ist so weit dem der Cyclostomen, Ganoiden und Teleostier entfernt, dass für eine Vergleichung mit letzteren unbedingt die Kenntniss der Ontogenese der Selachierwirbelsäule erforderlich ist.

In der Litteratur liegen zahlreiche Berichte über die thatsächlichen Verhältnisse der Wirbelsäulenentwicklung vor; weniger zahlreich sind vergleichende Betrachtungen über dieselben. Von beiden hebe ich hier das Wichtigste hervor. So wird sich am besten ergeben, in welchen Punkten die bisherigen Angaben nicht zur Lösung der angeregten Frage hinreichen.

Der Erste, welcher Beobachtungen über die Wirbelsäule junger Selachier-Embryonen mittheilte, war GEGENBAUR. Er fand bei 20—24 mm langen Embryonen von *Acanthias* (pag. 123, 124 eine homogene Membran als Umhüllung der Chorda. Diese Membran »zeigte eine feine senkrechte Strichelung, sowie eine concentrische Schichtung, welche auf eine nach und nach in periodischen Absätzen erfolgte Entstehung hindeutet. Die äußerste Schicht ist zuweilen etwas verschieden von den übrigen, indem sie scharf kontourirt und mit dem Anflug einer gelben Färbung sich darstellt«.

Dieses Stadium bringt GEGENBAUR nicht mit dem Zustand der anderen Fische, speciell des Störs, den er später zur Vergleichung heranzieht, in Beziehung. In den späteren Stadien bleibt nach GEGENBAUR die zellenlose Chordascheide abgesehen von der Volumensvergrößerung der Theile im Ganzen unverändert bestehen und wird zu der von KÖLLIKER als *Elastica interna* bezeichneten Bildung. GEGENBAUR nennt sie *Limitans interna*. Nach außen von dieser Membran liefert die skeletogene Schicht eine Gewebsmasse, welche in ihrem centralen Theil eine vom peripheren verschiedene Umgestaltung erfährt. »Der unmittelbar perichordale Abschnitt wächst ringförmig und zeigt seine Formelemente in querer Anordnung, der

andere dagegen bietet seine Zellen in rundlicher Form und in mehr gleichmäßiger Vertheilung, womit ein mehr gleichmäßiges Wachsthum bekundet wird. Dass als Ausdruck dieser Scheidung und durch dieselbe bedingt an der Indifferenzfläche beider in verschiedener Richtung wachsender Theile die *Elastica externa* entsteht, dürfte keine unberechtigte Folgerung sein.« (pag. 127.)

Die »*Elastica externa*« oder »*Limitans externa*«, wie sie GEGENBAUR nennt, hat also nach seiner Meinung nichts zu thun mit der *Elastica* des Störs, und ebenso wenig darf die zwischen den beiden Limitantes gelegene zellenhaltige ringförmige Zone, in welcher die Wirbelkörper entstehen, mit der zellenlosen Chordascheide des Störs in Beziehung gebracht werden. Die Chordascheide der Knorpelganoiden und der Teleostier soll lediglich in der »*Limitans interna*« oder »*Elastica interna*« der Selachier ihr Homologon finden.

Diesen Angaben haben die meisten späteren Untersucher wenig Neues hinzugefügt; die Vergleichung der Selachier mit den übrigen Fischen wurde in der Regel entweder gar nicht erörtert oder es wurde die GEGENBAUR'sche Ansicht vollständig acceptirt.

So beschrieben BALFOUR und GOETTE dieselben Bilder an jungen Embryonen, wie GEGENBAUR. Die jüngsten Embryonen von *Scyllium* von 23—27 mm Länge, welche GOETTE untersuchte, zeigten »nach außen von der Rindenschicht des Gallertkörpers und mit dem letzteren innig verbunden eine homogene und durchsichtige, nach außen durch einen scharf kontourirten Saum begrenzte Haut von 1—2 μ Dicke«. In vollständiger Übereinstimmung mit GEGENBAUR lässt er diese Haut direkt zur *Limitans* oder *Elastica interna* werden. Die *Limitans externa* ist für GOETTE ein gänzlich unwichtiger, bald mehr, bald weniger markirter Saum heller Intercellularsubstanz. Bei *Scyllium*, *Mustelus*, *Acanthias* soll er vorhanden sein, bei *Squatina* und den *Rajidae* soll er fehlen. Der perichordale Theil, welcher durch die eigenthümliche Anordnung seiner Zellen sich als etwas Besonderes markirt und der nach innen von der *Limitans externa* liegt, nennt GOETTE Außenscheide oder äußere zellige Chordascheide. GOETTE's Vergleichung dieser Chorda-Umhüllungen mit denjenigen anderer Fische ist wenig glücklich. Der »äußeren Chordascheide« der Selachier parallelisirt er die *Elastica* der Teleostier, indem er, wie oben erwähnt, die letztere fälschlich für eine zellige Membran hielt. Für die Knochenganoiden entnimmt er aus KÖLLIKER's und GEGENBAUR's Angaben, ohne selbst Untersuchungen angestellt zu haben, dass diese Formen eine zellige äußere Chordascheide haben, und erklärt die

dem entgegenstehenden Angaben GEGENBAUR's über die *Elastica* des *Lepidosteus* einfach für »Irrthum«.

Ein solches Vorgehen bedarf keiner weiteren Berücksichtigung.

Sehr beachtenswerth sind die Angaben von RETZIUS, welcher dem frühen Stadium der Selachierwirbelsäule eine genauere Beachtung schenkt. Bei 2—3 cm langen *Acanthias* fand er die Chordascheide aus einer homogenen Schicht gebildet. »Nach außen hin liegt nun dieser Schicht dicht an eine dünne, nur 0,001 mm messende scharf kontourirte, gelblich glänzende, offenbar elastische Membran.« Indem er mit Recht diese letztere »elastische« Haut als etwas Besonderes betrachtet, wirft er die Frage auf, was denn bei älteren Thieren aus dieser *Elastica* werde. Offenbar waren ihm die früheren Untersuchungen nicht bekannt, wie aus der Antwort auf die Frage hervorgeht. Ich theile dieselbe jedoch mit, weil in ihr ein richtiger Gedanke ausgesprochen liegt: »Meiner Ansicht nach ist diese Haut bei den älteren weit nach außen gerückt und entspricht dem dort weitaus im Knorpel befindlichen elastischen Häutchen: oder richtiger ausgedrückt, es ist zwischen den beiden Membranen eine dicke bindegewebig-knorpelige Schicht aufgetreten. In welcher Weise nun dies geschehen sei, vermag ich bis jetzt nicht zu sagen, da Embryonen von zwischenliegenden Stadien mir nicht zu Gebote standen. Es ist aber eine wichtige Frage, dies endgültig zu entscheiden.«

Zu ganz ähnlichen Anschauungen gelangte auch SCHNEIDER.

Nachdem er das frühe zweischichtige Stadium der Chordascheide eben so wie RETZIUS geschildert, fährt er fort: »An Embryonen von 35—40 mm treten zwischen der inneren und äußeren Lage längliche, quergestellte Kerne auf, die innere Lage hat erheblich an Dicke zugenommen und zeigt deutlich eine fibrilläre Struktur.« Da ich auf SCHNEIDER's weitere Angaben über die Entwicklung der unter der »äußeren Schicht« gelegenen Zellen an anderem Orte zurückzukommen habe, so führe ich hier nur seine treffenden Bemerkungen über die morphologische Bedeutung des frühen Stadiums an. Auf diesem »gleichet die Chordascheide des Haifisches der des *Petromyzon*. Beide bestehen aus einer Bindegewebsschicht und der *Elastica externa*. Während die Scheide des *Petromyzon* auf diesem Zustand verharret, entwickelt sich die Scheide des Haifisches weiter, indem nach innen von der *Elastica externa* Zellen auftreten, zwischen denen sich weitere Bindegewebsbündel entwickeln.« »GEGENBAUR und BALFOUR lassen die zellhaltige Schicht der Chordascheide aus demselben Gewebe sich abgrenzen, aus welchem die Wirbelbogen entstehen. Sie

haben nicht bemerkt, dass die *Elastica externa* schon vor der Entstehung dieser Schicht vorhanden ist. Da nach innen von der *Elastica externa* in der Scheide zuerst keine Zellen liegen, so dürften sie wohl von außen hineingewachsen sein; in so fern sind sie aus der knorpelbildenden Schicht entstanden, jedoch in einer anderen Weise als GEGENBAUR und BALFOUR annehmen.« (pag. 48.)

Ganz neuerdings wurde die Entwicklung der Selachierwirbelsäule von RABL an Embryonen von *Pristiurus* und *Scyllium* verfolgt. Namentlich von ersterer Form kamen die wichtigen frischen Stadien zur Beobachtung. Dennoch ergibt die RABL'sche Untersuchung in den uns hier interessirenden Punkten kein Resultat.

RABL stellt sich gänzlich auf den Boden der GOETTE'schen Anschauungen und bezeichnet die von der *Elastica externa* umgrenzte Zellmasse als »äußere zellige Chordascheide«. Die Querschnittsbilder von 22,5 mm langen *Pristiurus*-Embryonen zeigen nach RABL »sehr eigenartige Verhältnisse«, »die auf jedem Schnitt der Serie genau in derselben Weise wiederkehren«. Diese »Eigenthümlichkeiten« beziehen sich auf die verschiedene Dicke der »zelligen äußeren Chordascheide« oder »*Tunica sceletogena chordae*« und den verschiedenen Abstand der beiden »*Elasticae*« von einander an verschiedenen Punkten des Chordaumfanges. Eine Deutung dieser Bilder versucht RABL nicht. Die Angaben von RETZIUS und SCHNEIDER werden von RABL nicht mit einem Wort erwähnt. Es lässt sich daher nicht ersehen, wie RABL sich den SCHNEIDER'schen Anschauungen gegenüber stellt: hatte doch der Letztere ganz ähnliche Bilder, wie RABL sie so ausführlich schildert, gesehen und in dem oben angeführten ganz bestimmten Sinne gedeutet. Der Weg, den SCHNEIDER hierbei eingeschlagen, war richtig und ich werde in einer der nächsten Mittheilungen darthun, wie sich die »eigenartigen Verhältnisse«, von denen RABL spricht, in einfacher Weise erklären lassen. Für unser Thema kommen die RABL'schen Untersuchungen nicht weiter in Betracht, da er mit keinem Worte auf die morphologische Bedeutung der Chordascheide der Haifische eingeht.

Meine eigenen Untersuchungen stellte ich an Embryonen von *Mustelus laevis* und *vulgaris* an. Von dem jüngsten, welcher 1,8 mm maß, bis zum ältesten von 5 cm hatte ich alle wünschenswerthen Übergangsstadien zur Verfügung.

Auf Querschnitten des 1,8 cm langen *M. laevis* erscheint die Chorda als ein Strang in der hinteren Körperregion von ca. 150 μ , weiter cranial von ca. 200 μ im Durchmesser. Die Sonderung der

Chordaelemente in eine periphere Zone kleiner kubischer Zellen und in die mit großen Vakuolen versehene centrale Hauptmasse hat bereits in dem caudalen Theil begonnen und ist weiter cranial noch deutlicher ausgeprägt. Im perichordalen Gewebe beginnt die Sonderung in den lockeren peripheren und den dichter gefügten centralen Theil, welcher, der Chorda unmittelbar aufgelagert, die Anlage der skeletoblastischen Schicht repräsentirt. An dieser sind bereits die Bogenbildungen durch stärkere Anhäufung der Elemente markirt.

In der Caudalregion wird das Chordarohr umschlossen von einer äußerst zarten Haut. Die Dicke derselben erreicht noch nicht 1μ . Die Membran ist ziemlich stark lichtbrechend und hat an manchen Stellen des Querschnittes einen schwach welligen Verlauf.

Welcher Schicht späterer Zustände diese zuerst sich zeigende perichordale Haut entspricht, lehrt die Betrachtung der mehr cranial gelegenen Schnitte. Diese liefern ein Bild, vollständig übereinstimmend mit denjenigen, welches Querschnitte der Caudalregion von 2.7 cm und 3 cm langen Embryonen zeigen. In allen diesen Fällen sieht man nach innen von der geschilderten Membran eine zweite Haut auftreten. Es hält nicht schwer, die zuerst entstandene Haut an ihrem eigenthümlichen Glanz wiederzuerkennen. Dieser fehlt der inneren Schicht gänzlich. Auch letztere ist zunächst äußerst fein, der zuerst entstandenen an Dicke gleichend. So bleibt es bei dem 1.5 cm langen Embryo in der ganzen Länge der Chorda. Auf den Schnittserien der nächstälteren Embryonen kann man, am caudalen Ende beginnend, cranial fortschreitend, die Veränderungen Schritt für Schritt verfolgen, welche sich an den beiden perichordalen Häuten vollziehen.

In der Caudalregion des 2.7 cm langen *Mustelus* hat die Chorda etwa 170μ Durchmesser. Die periphere Zellschicht ist deutlich gesondert. Die Anlage der skeletoblastischen Schicht hat sich schärfer ausgeprägt. Je weiter cranial man in der Betrachtung der Serie fortschreitet, desto dicker erscheint die innere perichordale Haut. Die äußere hingegen bewahrt konstant die Eigenthümlichkeiten, welche sie auf dem vorigen Stadium zeigte. Sie bleibt als eine überaus feine Membran bestehen; nur das Lichtbrechungsvermögen tritt immer stärker hervor.

So gelangen wir allmählich bis zu jenem Zustand, den die Fig. 5 und 6 wiedergeben. Sie sind der Caudalregion eines 3 cm langen *M. laevis* entnommen. Das Chordarohr *Ch* misst ca. 220μ im Durchmesser, wovon etwa $5-10\mu$ auf die periphere Zellschicht kommen. Ihr liegt

unmittelbar die innere perichordale Haut (*Sch*) auf, welche nunmehr zu einer Dicke von ca. $5\ \mu$ angewachsen ist, überall eine homogene Beschaffenheit zeigt und ganz scharf von der äußeren perichordalen Membran abgesetzt ist. Diese hat auch jetzt noch nicht $1\ \mu$ Dicke erreicht.

Die Bogenbildungen der skeletoblastischen Schicht sind nunmehr ganz deutlich zu erkennen (*Hb*, *Nb*). Einzelne Elemente derselben heben sich durch dunklere Färbung von den übrigen ab (Fig. 6). Wie die Vergleichung mit älteren Stadien ergibt, sind es die Anfänge der Knorpelbildung, mit denen man es hier zu thun hat. Die Elemente der Bogenbasen sitzen der äußeren perichordalen Membran ganz dicht auf, zeigen aber an dieser Stelle keine Abweichung von den benachbarten Theilen. Innerhalb der äußeren perichordalen Membran finden sich keine Elemente in der Chordahülle (Fig. 6).

Auf dem vorliegenden Stadium ist die Chorda der Haifisch-Embryonen mit einer doppelten Hülle umgeben, einer inneren, dicken, zellenlosen Scheide und einer äußeren dünnen, sehr stark lichtbrechenden Membran.

Vergleicht man dies Bild mit dem, was die anderen Fische darbieten, so kann kein Zweifel über die Deutung desselben bestehen. Wie SCHNEIDER richtig erkannt hat, gleicht dieser ontogenetische Selachierzustand vollständig dem der erwachsenen Cyclostomen und Knorpelganoiden.

Die innere perichordale Membran ist die Chordascheide, die äußere repräsentirt die *Elastica*.

Was die Herkunft dieser beiden Schichten anbetrifft, so lehren die ontogenetischen Bilder, dass die Chordascheide ein Abscheidungsprodukt der peripheren Chordazellen darstellt, wie stets von den Autoren für alle Fische angenommen wurde. Die *Elastica* wird mit großer Wahrscheinlichkeit dem perichordalen Gewebe zuzurechnen sein. RABL konnte zu keinem sicheren Resultat über ihre Herkunft gelangen. Er sprach die Vermuthung aus, dass »die *Elastica externa* nicht der skeletogenen Scheide, sondern der dieser aufliegenden Gewebsschicht den Ursprung verdankt«. Diese Alternative muss nach dem von mir beschriebenen Stadium dahin entschieden werden, dass von einer Abstammung der *Elastica* von der »skeletogenen Scheide« d. i. der »äußeren zelligen Chordascheide« gar nicht die Rede sein kann, denn eine solche ist im vorliegenden Stadium noch gar nicht vorhanden. Somit bleibt nur die Frage, ob die *Elastica* von der Chorda oder von der skeletoblastischen Schicht geliefert wird. Diese Frage

kann ich ontogenetisch an meinen Objekten nicht definitiv entscheiden, da auch an dem jüngsten bereits die *Elastica* vorhanden war.

Von vergleichend anatomischer Seite her werde ich im nächsten Kapitel diesen Punkt beleuchten, möchte jedoch hier darauf hinweisen, dass die Ontogenese eine Entstehung der *Elastica* von der Chorda aus nicht wahrscheinlich macht. Nach einer solchen Auffassung müsste die *Elastica* nichts Anderes sein, als die periphere Schicht der Chordascheide. Es ist jedoch nicht leicht einzusehen, wie es kommen soll, dass dieselbe Zellschicht, nämlich die äußersten Elemente der Chorda zuerst eine elastische Haut und dann plötzlich eine physikalisch und chemisch ganz anders beschaffene Membran liefern sollen. Auch glaube ich, dass die ontogenetischen Befunde schwerlich ausreichen, um die Phylogenese einer Bildung, wie die *Elastica* sie repräsentirt, aufzudecken. Die Unvollständigkeit der ontogenetischen Rekapitulation phylogenetischer Zustände zeigt sich mehrfach an der Selachierwirbelsäule. Schon das relativ späte Auftreten der Chordascheide gehört hierher; andere derartige Punkte werden bei der Wirbelkörperbildung zur Sprache kommen.

Um den Anschluss der Selachier an die früher besprochenen Formen über jeden Zweifel sicher zu stellen, genügt es nicht, das Stadium dargethan zu haben, in welchem die Haie den Cyclostomenzustand durchlaufen, es muss auch gezeigt werden können, dass die *Elastica*, welche in späteren Stadien als *Limitans externa* inmitten zelligen perichordalen Materials sich findet, wirklich dieselbe Haut darstellt, wie sie oben als der zellenlosen Chordascheide direkt aufliegend beschrieben wurde.

Dieser Beweis lässt sich an den *Mustelus*-Embryonen leicht erbringen. An derselben Serie, welcher die Abbildungen entnommen sind, trifft man weiter cranial auf eine wesentliche Veränderung des Querschnittsbildes.

Nähert man sich der Gegend der Kloake und der hinteren Gliedmaßen, so sieht man an der *Elastica* eine Abweichung von dem bisherigen Verhalten. In der Gegend der Bogenbasen zeigt sie eine etwas stärkere Faltung, als an den dazwischen liegenden Partien. Einige Schmitte weiter trifft man Elemente, welche nammehr nach innen von der *Elastica* gelegen sind. Untersucht man die Schmitte, wo zuerst eine Andeutung dieses Verhaltens sich zeigt, so erkennt man, dass das Auftreten der Elemente in der Chordascheide ganz scharf an die Stelle der Bogenbasen gebunden ist, dass an den betreffenden Stellen die *Elastica* durchbrochen ist und dass Elemente

der Bogenbildungen sich durch die Löcher der *Elastica* in das Innere der Chordascheide eindringen. Hier nehmen sie eine mehr abgeplattete Gestalt an und stellen die *Elastica* nach außen empordrängend die erste Anlage der »*Tunica skeletogena*« dar. An den ventralen Bogen geschieht die Einwanderung früher als an den dorsalen. Eben so schließen die Herde dieser Zelleinwanderung ventral früher zu einer einheitlichen Schicht zusammen, als dorsal.

Die SCHNEIDER'schen Beobachtungen sind also in allen Punkten als durchaus korrekt zu bezeichnen. Ein genaueres Eingehen auf die Invasion der Zellen in die Chordascheide sowie die Wiedergabe beweisender Abbildungen bleibt der späteren Mittheilung über die Bildung der knorpeligen Wirbelkörper vorbehalten, mit welchem Vorgang diese Dinge auf das innigste zusammenhängen. Ich habe hier nur so viel angeführt als nöthig ist zur Sicherung des Schlusses, dass die *Elastica* der Haie von Anfang an bis zur mächtigen Ausbildung der »*Tunica skeletogena*« dieselbe Bildung darstellt.

Nachdem erwiesen ist, dass die Selachierwirbelsäule von einem für Cyclostomen, Ganoiden und Teleostier gemeinsamen Urzustand aus sich entwickelt hat, drängt sich die Frage auf, wie die Holocephalen und die Dipnoer sich zu den übrigen Fischen stellen. Bei beiden findet sich die Chorda zeitlebens von einer dicken Scheide umgeben, welche makroskopisch durchaus jener der Cyclostomen und Störe gleicht. Mikroskopisch vervollständigt diese Übereinstimmung sich noch darin, dass die Peripherie der Chordascheide von einer sehr stark ausgebildeten *Elastica* eingefasst wird. Die einzige Abweichung besteht in dem Auftreten von Zellen in der Chordascheide von *Chymaera*, *Ceratodus* und *Protopterus*. Dass diese Differenz keine fundamentale ist, wird durch die Ontogenese der Selachier bewiesen und später werde ich die Gründe beibringen, welche auch für die Holocephalen und Dipnoer die Einwanderung von Elementen aus der skeletoblastischen Schicht in die Chordascheide höchst wahrscheinlich machen; gerade diese Formen stellen die schönsten Übergangsstadien von einem Störzustand zu dem der Selachier dar.

Wir haben nunmehr das nöthige Material in Händen, um die Beschaffenheit des Urzustandes der Fischwirbelsäule festzustellen, so weit es sich um die unmittelbar das Chordarohr umgebenden Lagen handelt:

Die gemeinsame Stammform der jetzt lebenden Cyclostomen, Ganoiden, Teleostier, Holocephalen, Selachier

und Dipnoer besaß um das zellige Chordarohr eine zellenlose fibrilläre Scheide und nach außen davon eine starke elastische Membran. Die Dicke dieser Scheiden ist wechselnd und ohne principielle Bedeutung. Jedenfalls ist die Chordascheide größeren Schwankungen unterworfen und in der Regel viel mächtiger als die *Elastica*.

Nach diesem Resultat ist es angezeigt, einen Blick auf die fossilen Fische zu werfen und zu sehen, bei welchen mit Sicherheit eine Persistenz des Urzustandes oder eines diesem nahe verwandten Verhaltens angenommen werden darf. Indem ich nur einige besonders wichtige Punkte herausgreife, verweise ich auf das treffliche Handbuch v. ZITTEL's.

Da Wirbelkörperbildungen, auch wenn sie knorpelig sind, meist Spuren auf dem Abdruck hinterlassen, so ist für Formen, die lediglich Bogenbildungen zeigen, die Persistenz des Urzustandes wahrscheinlich. Dies trifft zu für zahlreiche fossile Ganoiden, wie z. B. die Placodermen, die Acanthodiden, und ist namentlich für die Coelacanthinen höchst wahrscheinlich.

Ganz besonders werthvoll sind die Bilder, welche die Amiadenreihe liefert. Bei den nahen verwandtschaftlichen Beziehungen, welche diese Ganoidengruppe zu den Teleostiern besitzt (vgl. SAGEMEHL's Arbeit über das Cranium von *Amia* und meine Schilderung von der Phylogenese der Teleostierschuppe) ist es sehr interessant, dass sowohl die Microlepidoti (z. B. *Hypsocormus*) als die Cyclolepidoti (z. B. *Caturus*) den Zustand dauernd besaßen, den jetzt die Physostomen in früher Jugend durchlaufen.

Auf dem Abdrucke des *Hypsocormus*, den ZITTEL abbildet, erkennt man deutlich die innere Grenze der Chordascheide: letztere muss eine beträchtliche Dicke besessen haben, etwa wie es heute bei Dipnoern der Fall ist.

2. Skeletoblastische Schicht.

Bei dem Versuch, die Beschaffenheit der perichordalen Theile in ihrem ursprünglichen Zustande zu beleuchten, hat man die Betrachtung der skeletoblastischen Schicht von der der umgebenden Gewebsmassen zu sondern. Diese letzteren stellen in der Hauptsache Scheidewandbildungen dar, welche die axialen Partien mit der Haut in Verbindung setzen, man kann sie daher als Perichordalsepta zusammenfassen.

Wie die skeletoblastische Schicht im Urzustande beschaffen war, ist schwer zu entscheiden. Die Beantwortung der Frage wird erschwert durch die mannigfachen Komplikationen, welche in dieser Schicht auftreten in Form knorpeliger und knöcherner Skeletbildungen. Nun ist klar, dass alle diese Bildungen erst allmählich entstanden sind und dass im Urzustande noch nichts von ihnen vorhanden war; haben wir doch unter den Cyclostomen Formen, welche derselben gänzlich entbehren, ein Zustand, der von den übrigen Fischen ontogenetisch durchlaufen wird. An diese Objekte wird man sich halten müssen, um den Urzustand der skeletoblastischen Schicht zu eruiren; hierbei offenbaren sich in der That einige Punkte, welche bei einer Vergleichung mit *Amphioxus* Aufklärung bringen.

Die histiologische Beschaffenheit der skeletoblastischen Schicht wird als eine bindegewebige bezeichnet. Dies ist zutreffend, wenn man darunter Fibrillenzüge versteht, zwischen denen Zellen eingelagert sind und das Vorhandensein elastischer Faserzüge hinzunimmt, welche letzteren vorzugsweise longitudinale Bandapparate formiren.

Die Anordnung der Bindegewebsfibrillenzüge in den häutigen Bogenbildungen, mit welchen die skeletoblastische Schicht den Neuralkanal und das Cölom resp. den Hämalkanal umfasst, bietet eine gewisse Regelmäßigkeit dar. Als Beispiel hierfür möge ein Durchschnitt der Wirbelsäule von *Ammocoetes* dienen (Fig. 2), von dem ein Theil auf Fig. 3 in stärkerer Vergrößerung wiedergegeben ist.

Von früheren Autoren haben GOETTE und SCHNEIDER diese Befunde beachtet, namentlich auf den Figuren, welche der Letztere von *Petromyzon* giebt (z. B. Taf. XVI Fig. 9), kommt das Charakteristische des Bildes gut zum Ausdruck. Dieses lässt sich etwa im Folgenden zusammenfassen:

Die häutigen Neural- und Hämalbögen (*Nb*, *Hb*) sitzen mit verbreiteter, auf dem Querschnitt etwa dreieckiger Basis der *Elastica* auf; die Neuralbögen verschmälern sich dorsal und treten von beiden Seiten her in eine mediane Verbindung, den von GOETTE als »Dachraum« bezeichneten Theil umfassend, um dann in ein dorsales Medianseptum überzugehen.

Der äußeren Fläche der Neuralbögen laufen Fibrillenzüge derselben genau parallel, und eben so ziehen solche in der entsprechenden Richtung an der inneren, dem Rückenmarke zugekehrten Fläche der Neuralbögen. Ventral vom Rückenmark hängen die Bogenbasen mit einander zusammen. Diese regelmäßig angeordneten Faserzüge stellen jedoch nur eine Rindenschicht dar: das Innere der Bogen-

basen wird von einem Netzwerk von Fibrillen eingenommen. In den Maschen dieses Netzwerkes liegen die eigenthümlichen Bindegewebszellen der Cyclostomen, deren histiologische Eigenschaften hier außer Betracht bleiben. Aber auch in diesem centralen Theile der Bogenbasen verräth sich hier und da einige Gesetzmäßigkeit in der Anordnung der Fibrillen. So lässt sich vielfach konstatiren, dass zwischen den Fasern der inneren und äußeren Rindenschicht intermediäre Züge dorsalwärts divergirend gegen die *Elastica* zu ausstrahlen (Fig. 3), während andere in lateraler Richtung die vorigen kreuzen, von den inneren Fibrillenbündeln sich ablösend. Dazu kommen noch kleinere und zartere, unregelmäßig angeordnete Komponenten des Fasernetzwerkes.

Die Fasern der äußeren Rindenschicht laufen tangential an den Seiten der Chorda vorüber ventralwärts, um an den Hämalbögen in eine derjenigen der Neuralbögen durchaus gleichende Lage überzugehen. Diese, der äußeren Oberfläche parallel verlaufend, verbindet sich mit einer anderen, welche der inneren Fläche parallel ziehend, die *Elastica* von der ventralen Seite her bedeckt zu den das Cölom resp. den Caudalkanal umfassenden Theilen des Hämalbogens (Fig. 2).

Die Basis der Hämalbögen ist, abgesehen von der Schwanzregion, bedeutender an Volumen als diejenige der Neuralbögen. Dem entsprechend sind die centralen, mehr gelockerten fibrillären Theile an den Hämalbögen stärker entwickelt, während die Rindenschicht überall ziemlich gleiche Dicke besitzt. Auch in den Hämalbögen finden sich jene schrägen, nach verschiedenen Richtungen hin ausstrahlenden Systeme wie an den Neuralbögen.

Diese fibrilläre Struktur der häutigen Bogenbildungen lässt sich bei allen Fischen mehr oder weniger deutlich wiederfinden. Nur einige Beispiele seien hierfür vorgebracht.

Bei den erwachsenen Petromyzonten, so bei großen *Petromyzon marinus*, findet man die typische Anordnung der Fibrillenzüge: sie sind nur im Ganzen mächtiger entfaltet und im centralen Theil bietet die Durchflechtung ein regelmäßigeres Bild dar als beim *Ammocoetes*.

Bei den Teleostiern kann man in frühen ontogenetischen Stadien zwischen den knorpeligen Bogenbildungen die charakteristische Faseranordnung der Bögen sehen. Eine Vergleichung der Fig. 4 von der 2,5 cm langen Forelle mit dem *Ammocoetes*befund enthebt mich einer weiteren Schilderung. Ganz ähnliche Bilder lieferten Querschnitte durch einen 9 mm langen *Accipenser sturio*, der noch keine Skelettbildungen in den Bögen besaß. Wo solche als knorpelige Stücke auftreten, da bleibt die Rindenfaserschicht — nimmehr als

Perichondrium in der Regel beurtheilt — deutlich. So bei ausgewachsenen Knorpelganoiden, bei Dipnoern, bei Holocephalen und Selachiern. Bei letzteren wird ontogenetisch durch die reichliche Entwicklung von Zellen an den betreffenden Theilen die Wahrnehmung fibrillärer Struktur erschwert.

Diese Beispiele werden genügen, um darzuthun, dass wir es bei der faserigen Struktur der häutigen Bogenbildungen mit einer fundamentalen Einrichtung zu thun haben und die Annahme rechtfertigen, dass die Stammform der Fische sie bereits besessen hat. Dies Ergebnis wird nun in sehr erwünschter Weise gestützt durch eine Vergleichung der betreffenden Theile mit denen des *Amphioxus*.

Die früheren Untersucher desselben haben nicht genügend betont, dass wir bei dem *Leptocardier* Bogenbildungen der Chorda aufsitzend finden, welche in ihrer allgemeinen Gestaltung einen direkten Anschluss an die niedersten Zustände der cranioten Fische darbieten. Der Querschnitt durch ein ausgewachsenes relativ großes Exemplar von *Amphioxus*, den ich in Fig. 1 abgebildet habe, zeigt deutlich, wie namentlich an den ventralen Bogenbildungen die auf dem Durchschnitt dreieckige Basis in ganz bedeutender Mächtigkeit entfaltet ist.

Bekanntlich unterscheiden sich diese Bogenbildungen des *Amphioxus* von denen der höheren Fische histiologisch dadurch, dass sie in der Regel keine Zellen enthalten. Sehen wir aber von diesem Punkt zunächst ab, so begegnet uns eine ganz auffällige Übereinstimmung in der Struktur der Bogenbasen des *Amphioxus* und derjenigen im Urzustand der höheren Fische.

Diese fibrilläre Struktur ist bei *Amphioxus* bisher keineswegs hinreichend beachtet worden, geschweige denn, dass die Beziehung derselben zu den bei den anderen Fischen gegebenen Zuständen erkannt worden wäre. Die Untersuchungsmethode mag hierbei von Bedeutung sein. Die fibrilläre Struktur der Bogenbasen des *Amphioxus* tritt an Paraffinschnitten, die in Balsam eingelegt sind, gar nicht hervor, hier erscheint die ganze Substanz homogen. Um die richtigen Bilder zu erhalten, muss man Schnitte, die nach Celloidin-einbettung angefertigt sind, in einem Medium untersuchen, welches nicht durch starkes Lichtbrechungsvermögen die fibrilläre Struktur verdeckt. Am besten ist die Untersuchung in Wasser hierfür geeignet; beim Einlegen in Glycerin leidet die Deutlichkeit des Bildes schon wesentlich. Was ich hier über *Amphioxus* bemerke, gilt in gleicher Weise auch für die technische Behandlung von Schnittbildern der übrigen Fische.

Am geeigneten Objekt erkennt man nun ohne Weiteres bei *Amphioxus* die fibrilläre Struktur der Bögen. Chordalwärts strahlen die Fasern divergirend aus, den Oberflächen parallel, central in radiärer Richtung gegen die Chorda ziehend. Andere Fasersysteme kreuzen das erstgenannte, welches stets überwiegt. Auch longitudinale Züge, auf dem Querschnitt als Punkte erscheinend, fügen sich zwischen die anderen ein. So entsteht im Inneren der Bogenbasen ein zartes Netzwerk, von dem bei *Amocoetes* nur dadurch unterschieden, dass es keine Zellen enthält. Was nun diesen Differenzpunkt anbetrifft, so wird nach den ausgezeichneten Untersuchungen von RABL und HATSCHKE über den Schichtenbau des *Amphioxus* und seine Beziehungen zum Aufbau des höheren Wirbelthierorganismus wohl Niemand daran zweifeln, dass der zellenhaltige Zustand der Wirbelbögen sich allmählich aus dem zellenlosen hervorgebildet hat. Die Elemente, welche als Epithel die Oberfläche der Bögen bei *Amphioxus* bedecken, sind bei den höheren in das Innere derselben gelangt in derselben Weise, wie es HATSCHKE für das Corium nachgewiesen hat.

Wie diese histiologische Umwandlung des Cuticularskelets in ein Bindegewebsskelet zu denken sei, dafür bietet der *Amphioxus* selbst die besten Fingerzeige. Bekanntlich ist nicht überall die Cuticularsubstanz gänzlich zellenlos (SCHNEIDER, LANGERHANS). An manchen Stellen gelangen einige Elemente in das Innere derselben, und gerade an den ventralen Bogenbildungen konnte ich dies Verhalten mehrfach konstatiren. Dies Einwandern der Sklerotomepithelzellen geht mit einer Auflockerung der cuticularen Substanz Hand in Hand. An den Abgangsstellen der Intermuscularsepten kann man dies überall leicht konstatiren. So geht ganz direkt aus einer Cuticularbildung ein Bindegewebe hervor, welches am besten mit dem straffen Bindegewebe der höheren Wirbelthiere verglichen wird; erst die weiter fortschreitende Auflockerung der Grundsubstanz dürfte hieraus das lockere und das »embryonale« Bindegewebe haben hervorgehen lassen.

Es ist hier nicht der Ort, auf diese histiologischen Fragen weiter einzugehen, ich habe sie nur berührt, um zu zeigen, dass einer Nebeneinanderstellung der Wirbelbögen des *Amphioxus* mit denen der cranioten Fische kein Hindernis im Wege steht. Es besteht vielmehr in der Struktur eine fundamentale Übereinstimmung zwischen beiden, wodurch der Schluss gerechtfertigt wird, dass dem Urzustand der Fische cuticulare fibril-

läre Bogenbildungen zukommen, ähnlich denen, wie sie jetzt noch *Amphioxus* besitzt; in der Vererbung des Besitzes dieser Bogenbildungen erkennen wir den Grund für die scharfe Ausprägung der skeletoblastischen Schicht bei allen Fischen. Diese wiederholt die Umrisse der alten Bogenbildungen und ist den später entstandenen lockeren perichordalen Theilen gegenüber als etwas Besonderes mit vollem Recht zu betrachten.

Ein weiterer Punkt fundamentaler Übereinstimmung zwischen allen Fischen ist gegeben durch die Differenzirung gewisser longitudinaler, vorzugsweise aus elastischen Fasern gebildeter Bandapparate in der skeletoblastischen Schicht.

Deren unterscheide ich zwei im Bereich der Neuralbögen. Stets vorhanden ist ein *Ligamentum longitudinale dorsale inferius* (*Ldi*). Es bildet den Boden des Neuralkanals und die Unterlage des Rückenmarks. Es liegt der *Elastica* unmittelbar auf, ist oft mit ihr derart verbunden, dass eine Sonderung künstlich erscheint. Das Band zerfällt aber häufig in einen medianen Theil, der zwischen den Bögen liegt und in paarige Abschnitte, welche den Neuralbögen von innen her aufgelagert sind und durch verschmälerte Partien mit dem Mittelstück zusammenhängen. Bei den Cyclostomen ist die Sonderung in paarige Abschnitte nur angedeutet; bei *Ammocoetes* ist das Band im Ganzen sehr schwach entwickelt, bei *Petromyzon marinus* wird es recht stark entfaltet gefunden. Die Knorpelganoïden besitzen das *Lig. dors. inf.* in guter Ausbildung. Bei jungen *Acc. ruthenus* zeigt es die Sonderung in Mittelstück und Seitentheile. Das Gleiche trifft zu für *Chimaera*, wo es mit der *Elastica* sehr innig verbunden ist, für die Selachier und Teleostier. Auf dem in Fig. 4 abgebildeten Stadium ist es erst schwach entwickelt.

Das zweite Band oder *Lig. longit. dorsale superius* (*Lds*) nimmt stets die Stelle ein, wo die Neuralbögen von beiden Seiten her über dem Rückenmark zusammenschließen. Bei Teleostiern (cf. Fig. 4), Ganoïden, Holocephalen, Selachiern und Dipnoern bietet es stets das Bild eines rundlichen Stranges dar, welches aus longitudinalen, starken, elastischen Fasern verschiedener Dicke gebildet wird. Eigenthümlich verhält sich die entsprechende Bildung der Cyclostomen. Offenbar stellt hier jener mächtige, den GOETTE'schen »Dachraum« ausfüllende Apparat den homologen Theil dar, der jedoch geweblich beträchtlich verändert ist durch das Vorhandensein der charakteristischen großblasigen Elemente (Fig. 2).

Ein dritter Bandapparat findet sich ventral zwischen den Basen

der Hämalbögen der *Elastica* aufliegend. Dieses *Lig. longit. ventrale* hat sehr bemerkenswerthe morphologische Beziehungen. Es geht zum Theil hervor aus dem subchordalen Strang, welcher bekanntlich ein allen Fischen und den Amphibien gemeinsames Attribut darstellt und dessen Elemente nach der Chordabildung aus dem Entoderm sich ableiten (BALFOUR). Die morphologische Bedeutung dieser *Hypochorda* ist gänzlich unbekannt. Es ist hier nicht der Ort, auf dieselben näher einzugehen, für meinen Plan kommt das betreffende Band nur in so weit in Betracht, als es ein perichordales Gebilde darstellt, welches jedenfalls Bestandtheile der skeletoblastischen Schicht in sich aufnimmt. Beim Stör, wo ich es am 9 mm langen Thier noch vollständig aus Zellen gebildet antraf, stellt es im erwachsenen Zustand ein sehr mächtiges Band dar, die dorsalen Gebilde an Volumen weit übertreffend. Es wird hauptsächlich aus elastischen Fasern gebildet und drängt die dorsale Wandung der Aorta vor sich her. Das Gleiche findet sich bei Teleostiern Fig. 1 und vielen Selachiern. Bei *Chimaera* ist es mehr abgeplattet und sehr innig mit der *Elastica* verbunden. Geringere Dimensionen bietet es bei Cyclostomen (Fig. 2). Stets hat es die gleiche Lagebeziehung zur Aortenwandung, und als mächtiger elastischer Apparat dürfte es auch für dieses Gefäß funktionell eine Rolle spielen. Bei einigen Formen (unter den *Petromyzon*, *Ceratodus*) erhielt ich den Eindruck, als ob von dem Bande aus elastische Bestandtheile sich in die Gefäßwandung verbreiteten.

Welche Bedeutung auch die *Hypochorda* haben mag, so ist doch so viel klar, dass das *Lig. ventrale* nicht einfach mit ihr identificirt werden kann und es scheint, als liege hier eine gewebliche Modifikation des einst epithelialen subchordalen Stranges vor. Die fundamentale Bedeutung des Bandes wird durch diese Beziehungen nicht alterirt. So ist es wohl geboten, dieses Band eben so wie bei den dorsalen als Einrichtungen zu betrachten, die schon im Urzustand der Fischwirbelsäule ausgebildet waren.

Von diesem Gesichtspunkt aus verdienen die *Amphioxus*-zustände Beachtung. Hier kann man bereits Anfänge der Längsbänder konstatiren. Wie die Betrachtung der Fig. 1 lehrt ist das *Lig. dors. inf.* als einfacher platter Strang deutlich und eben so ist eine Andeutung des *Lig. ventrale* vorhanden. Am wenigsten deutlich gesondert ist das *Lig. dors. sup.*; doch scheinen darin variable Zustände sich zu finden. SCHNEIDER's Abbildungen von *Amphioxus*-querschnitten zeigen an der betreffenden Stelle eine besonders markirte Partie.

Welche besondere histiologische Beschaffenheit diesen Theilen beim *Amphioxus* zukommt, vermag ich nicht zu sagen. Für mikrochemische Reaktionen war mein in Alkohol lange konservirtes Material ungeeignet: SCHNEIDER, der über das »Bindegewebe« des *Amphioxus* Angaben macht und seine Übereinstimmung mit dem Bindegewebe höherer Wirbelthiere annimmt, geht nicht näher auf die perichordalen Theile ein. Dass neben »echtem Bindegewebe«, welches in »kalter verdünnter Essigsäure« quillt, resistenter »Stränge« und »Lamellen« sich finden, geht aus SCHNEIDER'S Angaben hervor, aber er sagt nicht, ob er die letzteren für elastische Bestandtheile hält. Dass dem Cuticularskelet elastische Eigenschaften zukommen, darf wohl angenommen werden und dass gerade die perichordalen Theile solche ebenfalls enthalten werden, ist keine unberechtigte Vermuthung. In Vergleichung mit den Zuständen bei den höheren Wirbelthieren wird also eine noch fehlende Sonderung der elastischen Theile von denen des Bindegewebes beim *Amphioxus* zu konstatiren sein. Damit verliert auch der Umstand, dass beim *Amphioxus* eine *Elastica* noch nicht ausgeprägt ist, sein Auffallendes (Fig. 1). Man wird sich vorzustellen haben, dass bei den bedeutenden Umwandlungen, die aus dem *Amphioxus*stadium den Urzustand der cranioten Fische hervorgehen ließen, eine Lokalisierung der elastischen Substanz in der skeletoblastischen Schicht erfolgte, welche theils zur Entstehung elastischer Bänder, theils zur Bildung einer elastischen Umhüllung der Chordascheide führte. Somit wird auch von dieser Seite her die im vorigen Kapitel vertheidigte Ableitung der *Elastica* von der skeletoblastischen Schicht gestützt.

Über die Perichordalsepta kann ich mich kurz fassen, da RABL kürzlich gezeigt hat, dass nur die Mediansepta und die »transversalen Muskelsepta« primitive Bildungen sind, während das horizontale Muskelseptum erst mit der Ausbildung der Seitenlinie auftritt. Im Urzustand der Fischwirbelsäule hat es also jedenfalls noch nicht existirt.

3. Differenzirung der Chordascheide. Zusammenfassung.

Mit einer Zusammenfassung der Ergebnisse, welche über den Urzustand der Wirbelsäule bei den cranioten Fischen und dessen Ableitung von noch niedriger stehenden Formen gewonnen wurden, verknüpfen sich am besten einige Betrachtungen über die funktionelle Bedeutung der Strukturen, welche uns in der skeletoblastischen

Schicht und in der Chordascheide entgegentreten. Wo die letztere wie bei den Cyclostomen und Knorpelganoiden dauernd im primitiven Verhalten verharret, erlangt sie eine hochgradige fibrilläre Differenzirung, die in ähnlicher Weise auch für den Urzustand anzunehmen ist.

In dem niedrigsten Verhalten, welches von recenten Vertretern der Chordaten dargeboten wird, sehen wir außer der Chordascheide, welche eine geringe Dicke besitzt, auch die intercellularen Absonderungsprodukte der Chordazellen mit der Stützfunktion betraut. So bleibt es beim *Amphioxus*, dessen aus scheibenförmigen, mit resistenten Membranen versehene, noch relativ wenig vakuolisirte Chordazellen ein von den cranioten Fischen abweichendes Bild der Chorda geben. Bei den über den *Leptocardiern* stehenden Formen ist eine Differenzirung eingetreten: Für die Festigkeit des axialen Stützorgans sorgt die außerordentlich verdickte Scheide, während die zellige mit Ausnahme der peripheren Schicht durch reichliche Vakuolenbildung modificirte Füllmasse dem ganzen Organ einen höheren Grad der Nachgiebigkeit und Biegsamkeit verleiht. Ob diese beiden Zustände direkt mit einander verknüpft werden können, mag eben so wie die Frage nach der morphologischen Bedeutung des so häufig vorhandenen axialen Chordastranges einer späteren Erörterung vorbehalten bleiben.

Mit der größeren funktionellen Bedeutung, welche die Chordascheide erlangt, geht eine fibrilläre Zerklüftung ihrer Substanz Hand in Hand.

Die fibrilläre Struktur wurde von allen früheren Untersuchern erwähnt. GEGENBAUR weist bei ihrer Betrachtung auf die Parallele hin, welche die Chordascheide mit fibrillären zellenlosen Abscheidungsprodukten der Evertebraten darbietet. »Die reichen Cuticularbildungen, wie sie bei Wirbellosen auftreten, bieten für alle diese Verhältnisse vielfache Beispiele dar und es bedarf nur dieser Andeutung, um begreiflich zu machen, dass eine Zerspaltung der sonst homogenen Substanz in feine Lamellen oder auch Faserzüge das Vorhandensein von Zellen keineswegs notwendig voraussetzt.«

An Stelle dieser richtigen histologischen Auffassung der Chordascheide suchte ein späterer Autor eine andere zu setzen, die so eigenenthümlich und reich an Widersprüchen ist, dass sie einer kurzen Zurückweisung bedarf.

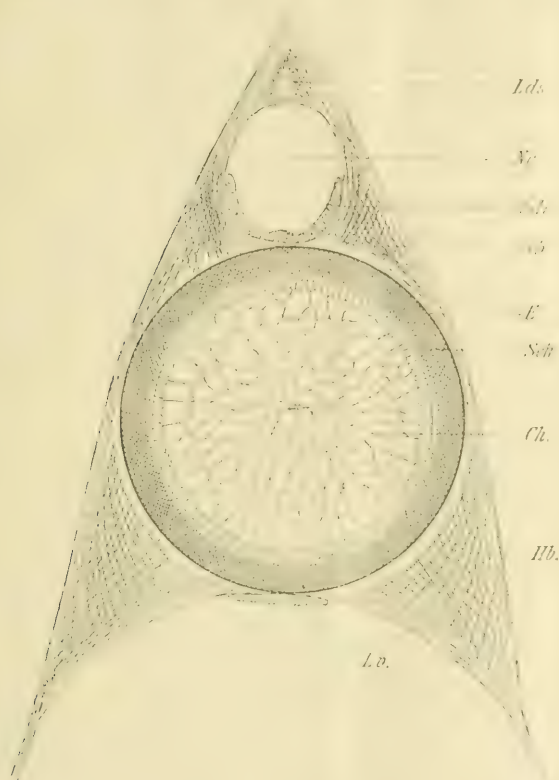
HASSE gelangte zu dem Resultat, dass die Chordascheide der Knorpelganoiden »in ihrem wesentlichen Bestandtheil der Faserschicht in derselben Weise entstand, wie das Dentin, und abgesehen von der

Verkalkung oder Verknöcherung denselben Bau wie dieses Gewebe hat«. Diese Auffassung gründet sich auf die Annahme radiärer Chordazellfortsätze in der Scheide, welche HASSE mit »SHARPEY'schen Fasern im Zahnbein« parallelisirt. »Somit wird die Faserschicht durch die protoplasmatischen, wie im Knorpel mittels einer Kittsubstanz gleichmäßig mit einander verbundenen Fortsätze des Chordae epithels gebildet, welche allmählich an Länge beziehungsweise an Stärke zunehmen. Es ist, wie bereits erwähnt, genau dasselbe Verhalten wie zwischen den SHARPEY'schen Fasern und der Grundsubstanz des Zahnbeins, nur mit dem Unterschiede, dass in der Kittsubstanz der Faserschicht der Chordascheide keine homogene Verkalkung stattfindet. Das ist erst bei höheren Thierformen der Fall.«

Abgesehen davon, dass es unverständlich ist, was die SHARPEY'schen Fasern im Zahnbein sollen, was mit dem Hinweis auf die Verknöcherung der Chordascheide und mit der Parallele zwischen Zahnbein und Knorpel gemeint ist, halte ich die Nebeneinanderstellung der Chordascheide und des Zahnbeins für durchaus verwerflich. Haben doch die Chordazellen mit Odontoblasten wirklich nicht das Geringste zu thun und besteht die einzige oberflächliche Ähnlichkeit zwischen Dentin und Chordascheide in dem Fehlen von Elementen in denselben. Von Chordazellfortsätzen konnte ich bei Cyclostomen und Knorpelganoiden nichts wahrnehmen. Die Bilder, welche solche vortäuschen, beruhen im Vorhandensein einer radiären Streifung, die ich mit LYOFF nicht für eine besondere Struktur halte. Das betreffende Bild wird vielmehr hervorgerufen durch wellige Biegungen der fibrillären Differenzirungen in der Chordascheide. Von solchen ist meist ein cirkuläres System ausgeprägt, welches, wie GEGENBAUR betont, auf die schichtenweise Absetzung der Substanz hindeutet. Dieses System ist schon bei *Amphioxus* deutlich ausgeprägt (Fig. 1).

Besonders beachtenswerth scheinen mir die schrägen Fasermassen, welche die ganze Dicke der Chordascheide durchsetzen und eine bisher nicht gewürdigte regelmäßige Anordnung erkennen lassen. Für ihre Wahrnehmung empfiehlt es sich, eben so wie für die Struktur der perichordalen Theile, Schnitte von älteren *Petromyzon* und *Accipenser* in Wasser zu untersuchen. An solchen erkennt man auf dem Querschnitt, dass die schrägen Fasern in zwei auf einander senkrechten Richtungen angeordnet sind. Stellt man sich den Verlauf dieser Fasern körperlich vor, so kann man sie als Spiraltourensysteme bezeichnen, von denen das eine schräg terminalwärts und ventral absteigt, das andere terminal und dorsal ansteigt. Diese Struktur

wird noch deutlicher, wenn die Zellen in die Chordascheide einwandern. Sie erinnert an die Systeme, welche die Intervertebralscheibe der Säugethiere im Annulus fibrosus aufweist. Auch kann sie bei Fischen mit anderen ähnlichen Erscheinungen in Connex gebracht werden. Ich erinnere an den fibrillären Zerfall des Corium und die Anordnung der Schuppen in schrägen Reihen. Alle diese Er-



Schema des Urzustandes der Fischwirbelsäule auf dem Querschnitt. Nc. Rückenmarkskanal, alle übrigen Bezeichnungen wie auf der Tafelerklärung.

scheinungen können von einem einheitlichen Gesichtspunkt aus beurtheilt werden, nämlich von der Richtung der Bewegungen, welche der Fischorganismus ausführt. Den Krümmungen desselben um seine Längsachse in sagittaler, transversaler und in schräger Richtung ist die Differenzirung der Chordascheide in eirkuläre und spirallige Fasersysteme funktionell angepasst.

Eine ähnliche Betrachtung dürfte die eigenthümliche Struktur der skeletoblastischen Schicht beleuchten, von der ich zeigen konnte,

dass sie unabhängig von Zellen eintritt. Auch hier sehen wir in den verschiedenen Systemen eine Anpassung an die Leistungen ausgeprägt, welche den häutigen Bögen in diesen niederen Zuständen als wichtigen Stützorganen zukommen. Mit dem Auftreten höher differenzirter Skelettbildungen tritt diese Struktur zurück.

Die verbreiterte Basis der Bögen verleiht den letzteren größere Festigkeit, welche vorzugsweise durch die parallelfaserige Rindenschicht gegeben ist, während die Auflockerung der Fasern im Centrum der Bögen die Nachgiebigkeit derselben gegen Druck und Zug von benachbarten Theilen aus und bei den ventralen die Anpassungsfähigkeit an die wechselnden Füllungszustände der nutritorischen Organe zum Ausdruck bringt. Die scharfe Sonderung elastischer Theile in der skeletoblastischen Schicht bezeichnet einen weiteren Fortschritt, welcher mit der Ausbildung der lockeren perichordalen Theile einhergeht. Dass die Stellen, an welchen die elastische Substanz in besonderen Bildungen zu Tage tritt, gerade solche sind, an welche die größten Anforderungen bezüglich elastischer Fähigkeiten gestellt werden, ist namentlich für die *Elastica* an der Peripherie der Chordascheide leicht ersichtlich.

So repräsentirt der Urzustand der Wirbelsäule, wie ihn die Cyclostomen, Ganoiden, Dipnoer, Selachier und Teleostier von einer gemeinsamen Stammform überkommen haben, schon den Endpunkt einer Reihe von Umgestaltungen, welche dem Organismus ein relativ festes und doch nachgiebiges Stützorgan verleihen. Wie nun die Eigenthümlichkeiten dieses primitiven Verhaltens für alle weiteren Umgestaltungen des Achsenskelets von fundamentaler Bedeutung sind, sollen die weiteren Mittheilungen zeigen.

Nachtrag. Während des Druckes vorliegender Arbeit erschien HASSE's Abhandlung über die Entwicklung der Wirbelsäule der Elasmobranchier (*Zeitschrift für wiss. Zool.* LV, Heft 3). Indem ich mir vorbehalte, später auf dieselbe zurückzukommen, konstatire ich hier nur, dass kein wesentlicher Differenzpunkt mehr zwischen HASSE's und meinen Ansichten über die Selachierwirbelsäule besteht, da HASSE nunmehr selbst die Richtigkeit der SCHNEIDER'schen Beobachtungen vollständig bestätigt und damit die frühere Anlehnung an GOETTE's Anschauungen aufgibt.

Literaturverzeichnis.

- M. BALFOUR, A Monograph on the development of Elasmobranch Fishes. The Works of BALFOUR. Vol. I. London 1885.
- M. BALFOUR and PARKER, On the Structure and Development of Lepidosteus. Philosoph. Transaction 1882.
- C. GEGENBAUR, 1) Untersuchungen zur vergleichenden Anatomie der Wirbelsäule bei Amphibien und Reptilien. Leipzig 1862.
- 2) Über die Entwicklung der Wirbelsäule des Lepidosteus mit vergleichend anatomischen Bemerkungen. Jenaische Zeitschr. III. 1867.
- 3) Grundzüge der vergleichenden Anatomie. 2. Aufl. Leipzig 1870.
- 4) Das Kopfskelet der Selachier. Leipzig 1872.
- A. GOETTE, 1) Beiträge zur vergleichenden Morphologie des Skeletsystems der Wirbelthiere. II. Die Wirbelsäule und ihre Anhänge. Archiv für mikr. Anatomie. XV. und XVI.
- 2) Die Entwicklungsgeschichte der Unke. Leipzig 1875.
- B. GRASSI, Lo sviluppo della colonna vertebrale ne' pesci ossei. Reale Accad. dei Lincei. 1882—1883.
- C. HASSE, 1) Das natürliche System der Elasmobranchier auf Grundlage des Baues und der Entwicklung ihrer Wirbelsäule. Jena 1879 und 1882.
- 2) Beiträge zur allgemeinen Stammesgeschichte der Wirbelthiere. Jena 1883.
- 3) Die Entwicklung der Wirbelsäule von Triton taeniatus. Zeitschr. für wiss. Zoologie. LIII. Suppl. 1892.
- 4) Dessgl. der ungeschwänzten Amphibien. Ebenda. Bd. LV.
- B. HATSCHKE, Über den Schichtenbau des Amphioxus. Verhandl. der anatom. Gesellschaft zu Würzburg. 1888.
- A. KÖLLIKER, 1) Über die Beziehungen der Chorda dorsalis zur Bildung der Wirbel der Selachier und einiger anderer Fische. Verhandlungen der phys.-med. Gesellschaft zu Würzburg. X. 1860.
- 2) Weitere Beobachtungen über die Wirbel der Selachier etc. Abhandl. der SENCKENBERG'schen Gesellschaft. Frankfurt a. M. 1864—1865.
- LANGERHANS, Zur Anatomie des Amphioxus lanceolatus. Archiv für mikr. Anatomie. XII. 1876.
- F. LEYDIG, 1) Anatomisch-histologische Untersuchungen über Fische und Reptilien. Berlin 1853.
- 2) Lehrbuch der Histologie. Frankfurt a. M. 1857.
- B. LYOFF, Vergl. anatomische Studien über die Chorda und die Chordascheide. Bull. de la Soc. imp. de Moscou 1887.
- JOH. MÜLLER, 1) Vergleichende Anatomie der Myxinoiden. Abhandl. der Berliner Akademie. 1834—1845.
- 2) Über den Bau und die Grenzen der Ganoiden. Ebenda 1844.
- 3) Über den Bau und die Lebenserscheinungen des Branchiostoma lubricum. Ebenda 1842.
- W. MÜLLER, Über den Bau der Chorda dorsalis. Jenaische Zeitschr. 1871.
- C. RABL, 1) Über die Differenzirung des Mesoderms. Verhandl. der anatom. Gesellschaft zu Würzburg. 1888.
- 2) Über die Principien der Histologie. Verhandl. der anatom. Gesellsch. zu Berlin. 1889.

- C. RABL, 3) Theorie des Mesoderms (Fortsetzung). Morphol. Jahrb. Bd. XIX. 1. Heft. 1892.
 G. RETZIUS, Einige Bemerkungen zur Histologie und Histochemie der Chorda dorsalis. Archiv für Anatomie und Entwicklungsgeschichte. 1881.
 A. SCHNEIDER, Beiträge zur vergleichenden Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Wirbelthiere. Berlin 1879.
 K. ZITTEL, Handbuch der Paläontologie. München und Leipzig 1887—1890.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel XXVI.

Mehrfach gebrauchte Bezeichnungen.

<i>Ch</i> Chorda,	<i>Hb</i> Hämbogen,
<i>Sch</i> Chordascheide,	<i>L.d.s</i> Ligamentum dorsale superius,
<i>E</i> Elastica,	<i>L.d.i</i> Ligamentum dorsale inferius,
<i>Nb</i> Neuralbogen,	<i>L.v</i> Ligamentum ventrale.

- Fig. 1. Querschnitt der Wirbelsäule von Amphioxus (erwachsenes Exemplar). Vergr. $80/1$. *sk* Sklerotomepithel. Die Chordascheide ist nicht durch eine Elastica nach außen hin abgegrenzt. Koncentrische Schichtung derselben. Die fibrilläre Struktur der Bogenbildungen, namentlich an deren verbreiteter Basis, deutlich. Andeutung der longitudinalen Bänder.
- Fig. 2. Querschnitt der Wirbelsäule von Ammocoetes. Vergr. $100/1$. Die skeletoblastische Schicht wiederholt die Gestaltung der enticularen Bogenbildungen des Amphioxus und zeigt in demselben eine ähnliche fibrilläre Struktur wie auf Fig. 1. Elastica deutlich.
- Fig. 3. Ein Theil des vorigen bei stärkerer Vergrößerung ($350/1$), um die Einzelheiten der fibrillären Struktur in der Basis eines Neuralbogens sowie die in den Maschen des Fasernetzwerkes liegenden Zellen zu zeigen. Die Chorda umgeben von der zellenlosen Chordascheide, deren fibrilläre Struktur angedeutet ist. Nach außen davon die starke Elastica.
- Fig. 4. Querschnitt der Wirbelsäule einer 2,5 cm langen Forelle. Vergr. $150/1$. Wiederholung des Urzustandes in der Ontogenese der Teleostier. Relativ dicke zellenlose Chordascheide und starke Elastica. Die skeletoblastische Schicht (es ist eine zwischen den knorpeligen Bogenbildungen gelegene Stelle gewählt) die charakteristische fibrilläre Struktur. Das Lig. ventr. springt gegen das Lumen der Aorta vor. *Kn* knorpelige Theile.
- Fig. 5. Querschnitt der Wirbelsäule eines 3 cm langen Embryo von Mustelus laevis (Caudalthail). Vergr. $150/1$. Wiederholung des Urzustandes in der Ontogenese der Selachier. Die Chorda von der zellenlosen Chordascheide umgeben, an welche nach außen unmittelbar die Elastica sich anschließt.
- Fig. 6. Ein Theil des vorigen bei stärkerer Vergrößerung ($350/1$), um die zarte, aber sehr deutliche Elastica und die direkte Auflagerung derselben auf die Chordascheide zu zeigen.

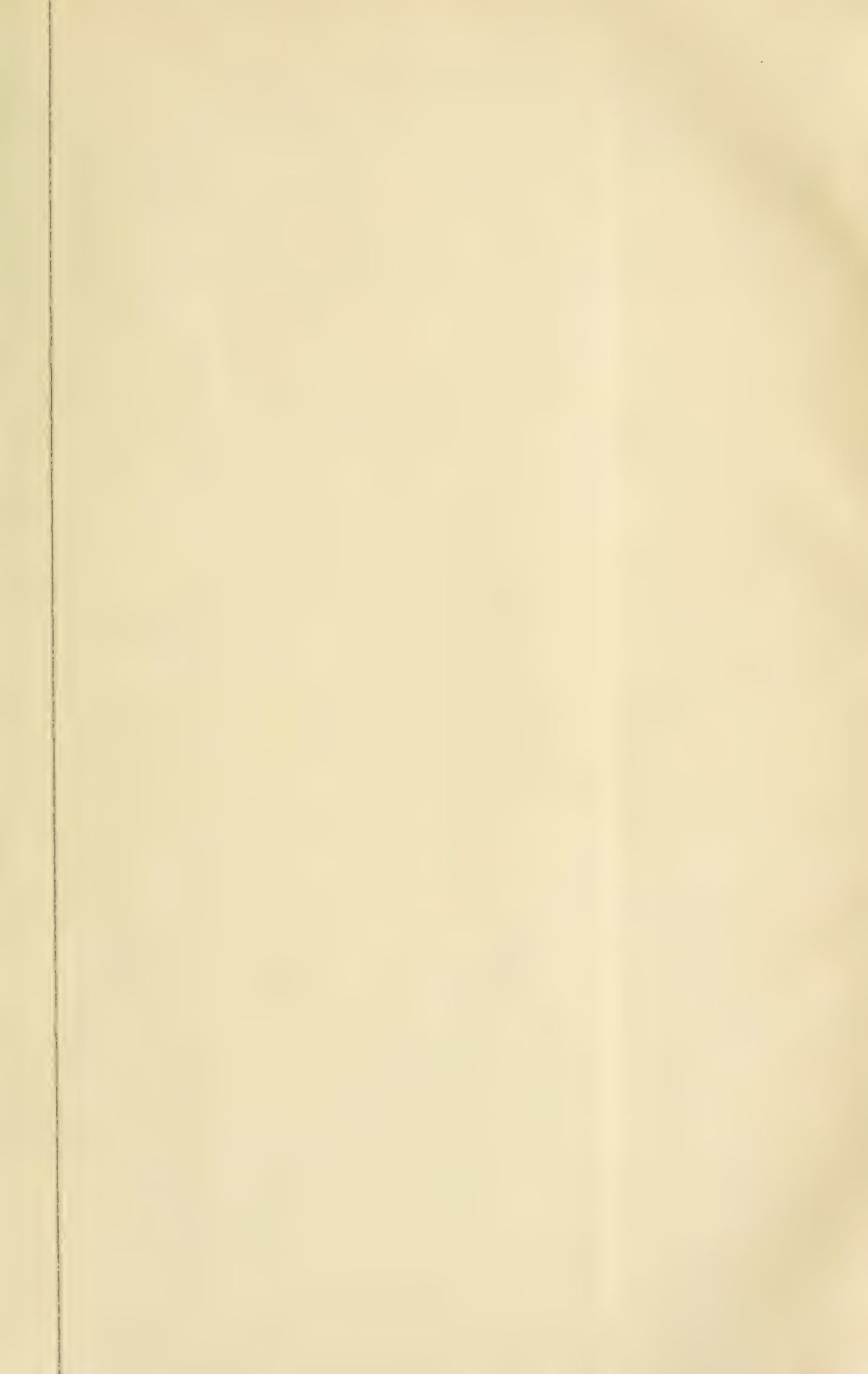


Fig 1

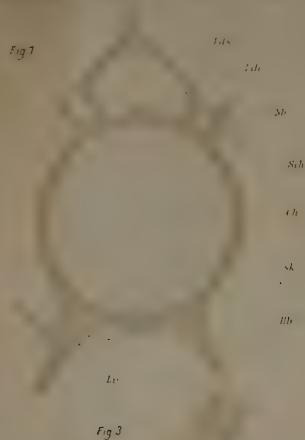


Fig 2.

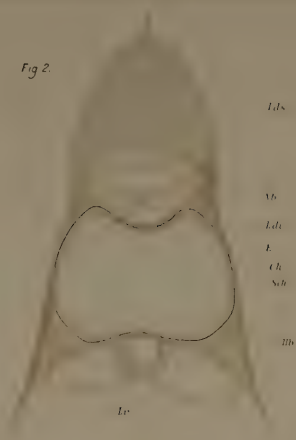


Fig 4

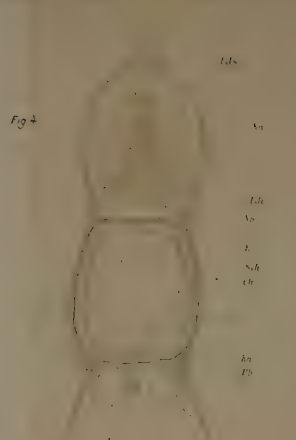


Fig 5

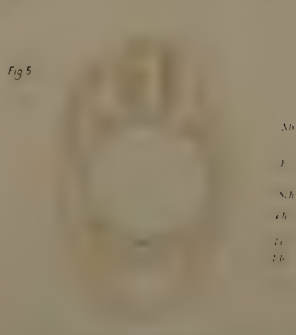


Fig 6



Morphologisches Jahrbuch.

v.19

59.06(43)

JUN 12 1964
APR 21 1969

BINDER

AUG 21 1964

Galbraith (TS)

10 50 0

LINDA S. FORB
KALIFORNIA
HERPETOLOGY-ICHTHY

AMNH LIBRARY



100130351